

**DRESSURVERSUCHE ZUM FARBENSEHEN DER BIENEN:
DIE SÄTTIGUNG VON SPEKTRALFARBEN**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Fakultät für Biologie
der Albert-Ludwigs-Universität
zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von
Harald Bobeth
aus Offenburg

1979

**DRESSURVERSUCHE ZUM FARBENSEHEN DER BIENEN:
DIE SÄTTIGUNG VON SPEKTRALFARBEN**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Fakultät für Biologie
der Albert-Ludwigs-Universität
zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von
Harald Bobeth
aus Offenburg

1979

Dekan:	Prof. Dr. P. Schopfer
Leiter der Arbeit:	Doz. Dr. O. v. Helversen
Referent:	Doz. Dr. O. v. Helversen
Korreferent:	Prof. Dr. H.-Chr. Spatz

Tag der Verkündigung des Prüfungsergebnisses 29. 6. 79



Inhalt

1. Einleitung	1
1.1. Einführung	1
1.2. Zur relativen Reizwirksamkeit von Spektral- farben	2
1.3. Zielsetzung der Arbeit	4
2. Methode	6
2.1. Aufgabe für die Bienen	6
2.2. Beschreibung der Versuchsanordnung	6
2.2.1. Versuchsraum und Ort	6
2.2.2. Lichtquelle	6
2.2.3. Strahlengang und Dressurtisch	8
2.2.4. Farbmischeinrichtung	10
2.2.5. Raumbelichtung	13
2.2.6. Meßvorrichtung	13
2.3. Lichttechnische Angaben	14
2.3.1. Lichtquellen	14
2.3.2. Reflexion der Spiegel	15
2.3.3. Filter, Streufohlen, Mattscheiben	16
2.3.4. Eichungen	17
2.4. Versuchsvorbereitung	18
2.4.1. Versuchstiere und Fensterfutterplatz	18
2.4.2. Andressur auf die Versuchsanordnung	19
2.5. Meßmethode	20
2.5.1. Versuchsablauf	20
2.5.2. Einstellung der Lichte	21
2.5.3. Auswertung	24
3. Ergebnisse	26
3.1. Zur Unterscheidung von Weiß und mit Weiß verhüllten Farben	26
3.2. Die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der colorimetrischen Reinheit der Vergleichsfarbe	41
3.3. Die relative Reizwirksamkeit der Spektral- farben	44

4. Diskussion	49
4.1. Zur spektralen Empfindlichkeit der Bienen	49
4.2. Zum Sättigungssehen der Bienen	52
4.3. Zum Weißproblem beim Farbsehen der Bienen	55
4.4. Die Reizwirksamkeit von Spektrallichtern hoher Intensität	57
Anhang I	60
Anhang II	62
Literatur	64

Zusammenfassung

An einer zur Untersuchung des Farbensehens der Bienen geeigneten Spektralapparatur wurde mit Hilfe von Dressurexperimenten das Sättigungssehen der Bienen untersucht. Der Spektralapparat erlaubte, Mattscheiben, auf denen Bienen landen konnten, von unten mit Xenonweiß und verschiedenen gesättigten Farben zu bestrahlen.

1. In jedem Experiment wurden Bienen zwei Mattscheiben geboten: die eine wurde mit einem Weißlicht bestrahlt, die andere mit einer Mischfarbe aus Weiß und Spektralfarbe. Das Weiß diente als (belohntes) Dressurweiß; die Mischfarbe als (nicht belohnter) Vergleichsreiz. Im Mischlicht wurde der Farbanteil variiert. Gemessen wurde die Wahlhäufigkeit als Funktion des Farbanteils ("R/log I- Kurve", Beispiel : Abb. 10).
2. Zusätzlich wurde die Weißintensität variiert (als Parameter der Kurvenschar in Abb. 10). Das Ergebnis zeigte, daß Mischfarben dann mit einer bestimmten Wahlhäufigkeit von Weiß unterschieden werden, wenn der prozentuale Anteil der Farbe am Mischlicht einen bestimmten, konstanten Wert hatte (dies galt in einem mittleren Intensitätsbereich unabhängig von der Gesamtintensität der Mischfarbe, Abb. 20).
3. Für verschiedene Wellenlängen war der Farbanteil, der notwendig war, um eine bestimmte Wahlhäufigkeit (z.B. 75 %) zu erreichen, verschieden. Das Wirkungsspektrum zeigte denselben Verlauf wie die spektrale Empfindlichkeitskurve der Bienen (Abb. 26).
4. Daraus folgt, daß die Sättigung der Spektralfarben (gemessen als Kehrwert des - für die festgelegte Wahlhäufigkeit von 75 % - benötigten Farbanteils,

wobei sowohl die Intensität des Weißanteils als auch des Farbanteils mit der spektralen Empfindlichkeit gewertet wurden) wellenlängenunabhängig ist. Alle Mischfarben, die gleich gut von Weiß unterschieden werden, besitzen helligkeitsgleiche Farbanteile. Darin unterscheidet sich das Farbensehen der Bienen grundsätzlich von dem der Wirbeltiere (Abb. 29).

5. Bei sehr hoher Leuchtdichte sinkt die relative Reizwirksamkeit von blauen Lichtern. Dies hängt vermutlich mit einer stärkeren Adaptierbarkeit des Blaurezeptors zusammen.

1. Einleitung

1.1. Einführung

Die Fähigkeit des Farbensehens wurde bei den Insekten und den Wirbeltieren konvergent entwickelt. Beide Systeme weisen Ähnlichkeiten auf:

Nachdem v. FRISCH (1915) mit der inzwischen klassischen Dressurmethode als erster den Nachweis erbracht hatte, daß Bienen einen Farbensinn besitzen, zeigte KÜHN (1927), daß die Breite des sichtbaren Wellenlängenbandes bei Mensch und Biene etwa gleich groß ist. Bei der Biene ist dieser sichtbare Wellenlängenbereich lediglich um 100 nm zu den kürzeren Wellenlängen verschoben.

Weiter gaben die Experimente KÜHNs erste Hinweise dafür, daß es bei Bienen einen simultanen Farbkontrast gibt.

NEUMEYER (1975) wies den simultanen Farbkontrast exakt nach und zeigte auch die Existenz eines sukzessiven Farbkontrastes beim Farbensehen der Bienen auf.

Eine umfassende Analyse des Farbsystems bei Bienen wurde von DAUMER (1956) vorgenommen. Er konnte zeigen, daß sich die für Bienen sichtbaren Farben über Einbeziehung von "Bienen- Purpurfarben" zu einem Farbenkreis schließen. "Bienenpurpur" ergab sich dabei aus einer Mischung von Ultraviolett und Gelb, also den Enden des sichtbaren Spektrums, und ist dem Purpur des menschlichen Farbensehens, einer Mischung aus Violett und Rot, analog.

Farbmischexperimente ergaben weiterhin, daß sich alle übrigen "Bienenfarben" aus einer geeigneten Mischung dreier Spektralfarben - DAUMER wählte Wellenlängen des Ultraviolett-, Blauviolett- und Gelb- Bereichs - herstellen lassen. Die Mischbeziehungen gab DAUMER graphisch in einem Farbdreieck wieder.

Eine weitere Parallele zum menschlichen Farbensehen besteht in der Anordnung der Farben zu Komplementär-

farben. Diese bestimmte DAUMER (1956) dadurch, daß er geeignete Spektralfarbenpaare in einem bestimmten Verhältnis mischte, sodaß diese Mischfarben von den Bienen mit "Bienenweiß" verwechselt wurden. Als "Bienenweiß" galt dabei das Licht einer Xenonlampe, welches eine ähnliche spektrale Zusammensetzung wie das Sonnenlicht hatte.

Ein auf diese Weise definiertes "Bienenweiß" muß also als eine farbmetrische Größe angesehen werden. Sie ist mit der Empfindungsgröße "Weiß" des menschlichen Farbsehens mit der Bedeutung "unbunt", "neutral" nicht von vornherein vergleichbar.

Alle Ergebnisse DAUMERS ließen sich mit einem trichromatischen Farbsystem erklären. Unterstützt wurde diese Hypothese durch die genauen Untersuchungen über das Wellenlängen- Unterscheidungsvermögen der Bienen, die 1972 von v.HELVERSEN durchgeführt wurden. Die Kurve der spektralen Unterschiedsempfindlichkeit war zweigipfelig. Abgesehen von einer Verschiebung in den kurzwelligen Spektralbereich entsprach sie in ihrem Verlauf weitgehend der Farbton- Unterscheidungs- Kurve des Menschen, welcher ebenfalls ein trichromatisches Farbsystem besitzt.

1.2. Zur relativen Reizwirksamkeit von Spektralfarben

Die spektrale Empfindlichkeit der Bienen wurde von DAUMER (1956) und später in ausführlicheren Experimenten von v.HELVERSEN (1972) bestimmt. Ihr Spektralgang zeigte drei Maxima, die bei den Wellenlängen 345 nm, 440 nm und 550 nm lagen. Die Maximahöhen verhielten sich wie 16 : 2,7 : 1 (v.HELVERSEN, 1972).

DAUMER legte in seiner Arbeit unter anderem die Schwierigkeiten dar, die sich beim Versuch ergaben, die spektrale Empfindlichkeit der Bienen im Verhaltensexperiment zu messen.

Mit dieser Methode kann die spektrale Empfindlichkeit im Prinzip auf folgende Weise bestimmt werden: Man löst

mit Hilfe von Lichtreizen eine intensitätsabhängige Reaktion aus. Wenn man die Wellenlängen und Intensitäten der Lichter variiert, kann man für jede Wellenlänge eine bestimmte Intensität ermitteln, die gerade die gewünschte Reaktion herbeiführt. Die Kehrwerte dieser Farbintensitäten als Funktion der Wellenlänge geben die spektrale Empfindlichkeit wieder.

Ein naheliegendes Experiment ist es, eine Biene auf eine farbig bestrahlte Mattscheibe zu dressieren. Da die Reaktion der Biene in einem bestimmten Intensitätsbereich der Farbe intensitätsabhängig ist, ist es möglich, über eine solche Dressur die spektrale Empfindlichkeit der Bienen zu messen.

Damit die Reaktion nur von der Intensität der Farbe abhängt, sollte die spektrale Empfindlichkeit in einem dunklen Raum gemessen werden. Da aber Bienen in einem vollständig dunklen Raum nicht fliegen, sondern beim Verhaltensversuch mit freifliegenden Bienen eine gewisse Raumhelligkeit herrschen muß, stellt sich das folgende Problem: Die Mattscheiben leuchten dann nicht nur in der Farbe, von der sie durchstrahlt werden, sondern dieser Farbe überlagert sich der Farbton des reflektierten Raumlichtes. Ist dieses z.B. weiß, wird zu der von der Mattscheibe abgestrahlten Spektralfarbe das reflektierte Weiß hinzugemischt (eine unbeleuchtete Mattscheibe, die nicht von Licht durchstrahlt wird, erscheint dann schwach weiß).

Wenn man nun Bienen darauf dressiert, eine mit einer Spektralfarbe beleuchteten Mattscheibe von einer unbeleuchteten zu unterscheiden, hängt die Reaktion der Bienen nicht mehr allein von der Empfindlichkeit für diese Spektralfarbe ab, sondern auch vom Unterscheidungsvermögen zwischen den gebotenen Lichtreizen, also zwischen der mit Weiß verhüllten Spektralfarbe und Weiß.

Weil also auf "Unterscheidung" bzw. "Verwechslung" getestet wird, bestimmt nicht mehr die Farbintensität allein die Reaktion, sondern auch die Ähnlichkeit der Spektralfarbe mit der reflektierten Farbe "Weiß" spielt

eine Rolle

DAUMER gebrauchte deshalb in seiner Arbeit nicht den Begriff "spektrale Empfindlichkeit", sondern nannte den reziproken Intensitätswert der Spektralfarbe, der eben noch zur Unterscheidung führt, die "relative Reizwirksamkeit" der Farbe.

Der Fehler bei der Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit in Verhaltensexperimenten dürfte aber zumindest bei der Überlagerung von wenig Weißlicht, also bei einer bloßen Reflexion der Raumbelichtung von den Mattscheiben, unter den Bedingungen der DAUMERSchen Versuche nicht allzu groß sein.

v.HELVERSEN (1972) zeigte nämlich, daß die Reizwirksamkeitskurve, die über das Unterscheidungsvermögen der Bienen zwischen einer beleuchteten und einer unbeleuchteten Mattscheibe gewonnen wurde, mit der Empfindlichkeitskurve im wesentlichen übereinstimmen muß. Denn sie setzt sich aus den von AUTRUM und v.ZWEHL (1962, 1964) durch elektrophysiologische Ableitung von einzelnen Retinulazellen des Bienenauges ermittelten Empfindlichkeitskurven der einzelnen Rezeptortypen additiv zusammen.

1.3. Zielsetzung der Arbeit

Empfindungsparameter des menschlichen Farbensehens sind Farbton, Helligkeit und Sättigung.

Die Experimente zur Wellenlängenunterscheidung (KÜHN, 1924; DAUMER, 1956; v.HELVERSEN, 1972) und Intensitätsunterscheidung (WOLF, 1933; KUNZE, 1961; LABHART, 1972) machen es wahrscheinlich, daß Farbton und Helligkeit auch für die Biene unabhängige Empfindungsparameter darstellen. Über die Wahrnehmung von "Sättigung" ist dagegen bei der Biene nur wenig bekannt.

Einige grundsätzliche Überlegungen zum Sättigungssehen der Bienen findet man bei DAUMER (1956). Doch ergeben seine wenigen Experimente hierzu noch kein klares Bild.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, das Sättigungssehen der Bienen in einer genauen Analyse zu untersuchen. Dies ist besonders deshalb lohnend, weil die Ergebnisse der Analyse Schlüsse zulassen, inwiefern im Bereich des Sättigungssehens ebenfalls Ähnlichkeiten zwischen dem Farbensinn des Menschen und dem der Biene bestehen.

Unter "Sättigung" wird in dieser Arbeit der "Grad der Verhüllung einer Farbe mit Weiß" verstanden, also der Anteil an Spektralreiz in einer Mischung aus Weiß und Spektralreiz. Sättigung wird demnach als eine farbmetrische Größe verstanden.⁺)

⁺) Der Begriff "Sättigung" wird beim menschlichen Farbsehen auch als Charakterisierung einer Empfindungskomponente gebraucht. Empfindungsgrößen sind grundsätzlich nicht ohne subjektive Eichmessungen auf farbmetrische Größen zurückzuführen (HEMMINGER, 1974; EBENHÖH, 1976). Diese Bedeutung als EmpfindungsgröÙe ist hier nicht gemeint.

2. Methode

2.1. Aufgabe für die Bienen

Einzelnen Bienen wurden zwei von unten beleuchtbare Mattscheiben angeboten. Die eine Mattscheibe strahlte weißes Licht (Dressurweiß) ab, die andere ein Mischlicht aus Weiß und einer Spektralfarbe (Vergleichslicht). Die Aufgabe der Bienen war, nach erfolgter Dressur zwischen beiden Mattscheiben zu wählen.

2.2. Beschreibung der Versuchsanordnung

Für die Versuche wurde die von v.HELVERSEN (1972) verwendete Apparatur übernommen und in geeigneter Weise umgebaut.

2.2.1. Versuchsraum und Ort

Die Versuche wurden in einem ebenerdigen Zimmer durchgeführt, dessen Fenster nach Norden zeigte. Der Bienenstock war ca. 30 m entfernt. Das Fenster wurde bis auf einen waagrechten Spalt von 30 cm mit einer dünnen Holzplatte verdeckt. Dies hatte den Vorteil, daß nur die jeweilige Versuchsbiene den Weg ins Zimmer fand und daß kaum Licht von außen in das Zimmer fiel. Die Versuchsvorrichtung stand unmittelbar vor der Fensterbank.

2.2.2. Lichtquelle

Als Lichtquelle diente eine Xenon- Hochdruck- Lampe (XBO 2500 Watt) der Firma Osram. Im Lampengehäuse (Abb. 1) wurde das von der Lampe abgestrahlte Licht auf einen kleinen Hohlspiegel ($\varnothing$ 112 mm) in sich selbst zurückreflektiert. Dadurch gelangte fast das ganze von der Lampe ausgehende Licht auf einen größeren Hohlspiegel ($\varnothing$ 360 mm), welcher den Lichtstrom in einem Brennfleck vereinigte.

Die Lampe wurde über einen Gleichrichter mit Strom versorgt. Bei einem Brennstrom von 83 A betrug der Ge-

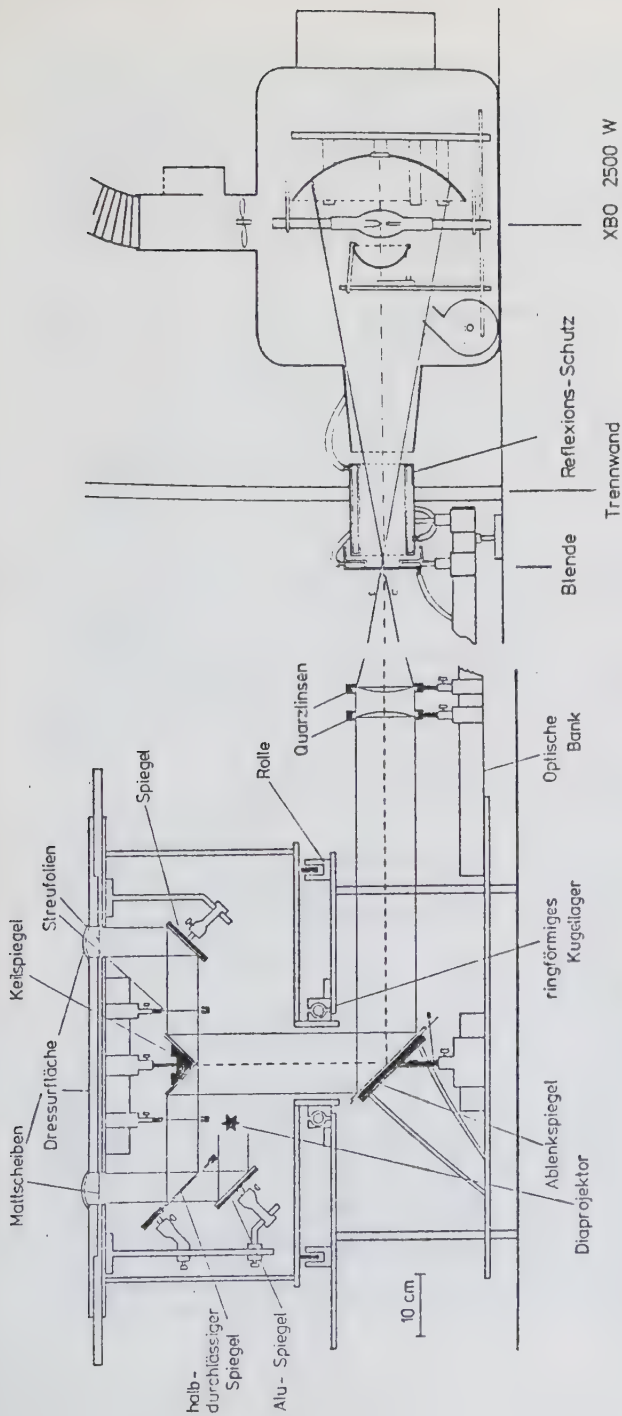


Abb. 1 u. 2. Dressurtisch (mit optischen Aufbau) und Lichtquelle (Xenonhochdrucklampe XBO 2500 W). Die Parbismischeinrichtung (Mischung des Weißlichtes mit dem Spektrallicht mit Hilfe eines halbdurchlässigen Spiegels) ist links in der Abbildung dargestellt. Der Diaprojektor wurde der Übersichtlichkeit wegen nicht in die Zeichnung aufgenommen. Sein Standort in der Apparatur wird durch einen Stern ★ angegeben. Genaue Beschreibung im Text.

samtlichtstrom etwa 100 000 Lumen. Da dieses Licht einen hohen Infrarotanteil enthielt, war die Hitzeabstrahlung der Lampe so stark, daß verschiedene Kühlvorrichtungen notwendig waren. So wurde der kleinere Hohlspiegel von einem Tangentiallüfter gekühlt, und die Heißluft aus dem Lampengehäuse wurde über einen Ventilator ins Freie gesaugt.

Das Lampengehäuse befand sich in einem eigenen Raum, der durch eine Holzverkleidung vom eigentlichen Versuchsraum abgetrennt war. In diesem abgetrennten Raum wurde über eine zweite Absaugvorrichtung die Luft ständig erneuert. Die durch die Lampenhitze entstandenen giftigen Gase, verschiedene Stickstoffoxide und Ozon, gelangten dadurch rasch ins Freie, ohne die Luft im Versuchsraum selbst zu beeinträchtigen.

Durch Stellschrauben konnte der Hauptspiegel so justiert werden, daß der Brennfleck genau in einer Lochblende zu liegen kam. Die Blendenöffnung hatte einen Durchmesser von 10 mm und konnte durch Zusatzringe auf einen Durchmesser von 8 mm bzw. 5 mm verkleinert werden. Die Blende und ein sie umgebendes Reflexionsrohr wurden wegen der starken Hitze des Lichtstrahls wassergekühlt.

Bei richtiger Justierung des Hauptspiegels war der Brennfleck genügend homogen. Dadurch erübrigte sich ein Kondensor, welcher zuviel Licht absorbiert hätte. Wegen der Hitze im Lampengehäuse und der damit verbundenen Wärmeausdehnung der Metalle mußte allerdings öfters nachjustiert werden.

2.2.3. Strahlengang und Dressurtisch (Abb. 2)

Zwei plankonvexe Linsen aus Quarz ($\varnothing$ 90 mm, $f = 200$ mm) bündelten das von der Xenonlampe abgestrahlte Licht zu einem parallelen Strahl. Dieser traf sodann auf einen Ablenkspiegel, der mit einem Neigungswinkel von 45° direkt unter der Drehachse des Dressurtisches aufgestellt war.

Der Ablenkspiegel lenkte das Licht senkrecht nach

oben ab. Er bestand aus zwei hintereinander geschalteten Kaltlichtspiegeln, von denen der erste das UV- Licht reflektierte, der zweite das Licht aus dem sichtbaren Bereich. Die Wärmestrahlung wurde ausgeblendet und traf auf eine wassergekühlte Kuvette. Dadurch sollte verhindert werden, daß sich der Metallrahmen für die Kaltlichtspiegel zu stark erhitze. In der Spiegelhalterung lagen die beiden Spiegel nicht direkt aufeinander , vielmehr wurde durch zwei gespannte dünne Silberdrähtchen eine Lücke von etwa $1/10$ mm zwischen beiden Spiegeln geschaffen.

Das von dem Ablenkspiegel reflektierte Licht traf weiter oben auf einen 90° - Keilspiegel. Dieser war auf der Unterseite des Dressurtisches in dessen Drehmittelpunkt justiert und bestand wie der Ablenkspiegel aus zwei Kaltlichtspiegeln. Er teilte das Licht in zwei gleich starke Lichtbündel. Bei genauer Einstellung der Optik war die Intensität dieser beiden Lichtbündel unabhängig von der Drehstellung des Tisches.

Vom Keilspiegel strahlten die Lichtbündel auf halbdurchlässige Spiegel und wurden von dort wieder senkrecht nach oben reflektiert. Dem halbdurchlässigen Spiegel, welcher das Dressurweiß reflektierte, wurde schwarze Pappe unterlegt. Der andere war Teil der Farbmischeinrichtung.

Schließlich durchstrahlten die Lichtbündel je eine Streufoleie und beleuchteten von unten die beiden Mattscheiben.

Der Dressurtisch war aus einem starren unteren und einem drehbaren oberen Teil zusammengesetzt. Der untere Teil schloß mit einer Metallplatte ab, in deren Mitte ein kreisförmiges Kugellager montiert war. Dieses Kugellager, dessen Mittelachse die Drehachse des Tisches darstellte, durchlief das vom Ablenkspiegel reflektierte Lichtbündel von unten nach oben.

Der zylinderförmige Drehteil des Dressurtisches stand mit Rollen auf der Metallplatte und konnte um das Kugellager gedreht werden. Unter seiner oberen Fläche waren

an gegenüberliegenden Seiten die halbdurchlässigen Spiegel angebracht und in der Mitte dazwischen der Keilspiegel.

Eine zusätzlich drehbare Abdeckfläche ($\varnothing$ 100 cm) bildete die Dressurfläche. In dieser waren in gleichen Abständen zueinander, etwa 20 cm vom Rand entfernt, vier Löcher gebohrt. Darin konnten leicht auswechselbare Mattscheiben eingelegt werden. Diese bestanden aus UV-durchlässigem Plexiglas und hatten einen Durchmesser von 5 cm. Sie waren gewölbt, innen leicht aufgerauht und hatten auf der Oberseite einige konzentrische, dünne Rippen, sodaß eine landende Biene einen guten Halt fand. Bei richtiger Drehung der Abdeckplatte wurden je zwei gegenüberliegende Mattscheiben vollständig von den beiden nach oben strahlenden Lichtbündeln durchleuchtet. Die Streufolien unter den Mattscheiben sorgten für eine zusätzliche Streuung der Lichter.

Die Dressurfläche war mit einem grauen Schrumpflack bespritzt. Auch hier konnten die Bienen sicher landen. Schwarzer Vorhangstoff an den Seiten des Drehtisches schirmte den Strahlengang nach außen ab.

2.2.4. Farbmischeinrichtung

Bei einer Verwendung von Ulbricht- Kugeln zur Herstellung eines homogenen Mischlichtes war die Lichtausbeute sehr gering. Nur bei relativ niedrigen Gesamtintensitäten der Vergleichslichter konnten genügend gesättigte Mischfarben hergestellt werden.

Deshalb wurde zur Mischung der Lichter eine andere Methode gewählt: Zur Erzeugung der Farbkomponente des Vergleichslichtes wurde eine eigene Lichtquelle verwendet, die Halogenlampe eines Diaprojektors. Der Projektor (Leitz Prado) stand auf der unteren Platte des drehbaren Teils des Dressurtisches (Abb. 3).

Das vom Projektor ausgestrahlte Licht wurde von einem planen Aluminium- Oberflächen- Spiegel senkrecht nach oben gelenkt (Abb. 2). Es durchtrat den einen halbdurch-

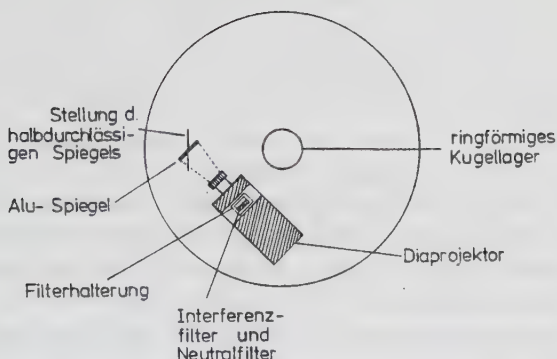


Abb. 3. Farbmischeinrichtung von oben. Der Diaprojektor steht schräg neben dem ringförmigen Kugellager. Der halbdurchlässige Spiegel befindet sich oberhalb des Aluminium- Oberflächen- Spiegels (vergl. Abb. 2).

lässigen Spiegel in Höhe des Keilspiegels und traf nach Passieren der Streufolie von unten auf die Mattscheibe der Dressurfläche. Der halbdurchlässige Spiegel war dabei so eingestellt, daß er das eine Lichtbündel, das vom Keilspiegel reflektiert wurde, ebenfalls nach oben abstrahlte. Das Weißlicht der Xenonlampe und das Licht vom Diaprojektor bildeten also oberhalb des halbdurchlässigen Spiegels ein gemeinsames Lichtbündel; auf der Mattscheibe erschien dann ein (für einen menschlichen Beobachter vollkommen homogenes) Mischlicht aus Weiß und Spektralfarbe.

Die beiden Komponenten des Vergleichslichtes ließen sich unabhängig voneinander einstellen. Die Farbkomponente wurde durch Interferenzfilter bzw. einem Farbglass erzeugt. Die Filter wurden in eine Filterhalterung,

die anstelle des Diaschlittens des Projektors angebracht war, eingelegt. In diese Filterhalterung konnten auch Neutralfilter gesteckt werden. Diese sorgten für eine grobe Intensitätsverminderung des Farblichtes.

Daneben konnte eine stufenlose Feinregulierung mittels eines Leuchtstärkereglers vorgenommen werden. Die Spannungsversorgung des Projektorventilators wurde dabei direkt am Stromnetz angeschlossen. Dadurch wurde verhindert, daß bei einer Helligkeitsverminderung gleichzeitig die Umdrehungszahl des Ventilators sank oder dieser sogar stehen blieb.

Die Intensität des Lichtes der Xenonlampe konnte an zwei Stellen in der Apparatur vermindert werden. Eine Streufolie über der Durchlaßöffnung des Kugellagers verminderte die Intensität relativ stark. Verstärkt wurde dieser Effekt durch das Einlegen einer Lochblende von 5 cm Durchmesser in die Öffnung des Kugellagers. Eine aufgestellte schwarze Pappröhre, die bis unmittelbar an den Keilspiegel reichte, diente als Reflexionsschutz und ließ das Licht nur auf den Keilspiegel fallen. Da im Bereich des Kugellagers das Licht der Xenonlampe trotz der Verwendung von Kaltlichtspiegeln noch einen hohen Anteil an Wärmestrahlung hatte und die Steufolien mit der Zeit vergilbten, wurden sie etwa jede Stunde durch neue ersetzt. In dieser Zeit änderte sich die spektrale Transmission der Streufolien nicht.

Weitere Streufolien konnten schließlich in einer Filterhalterung zwischen dem Keilspiegel und den beiden halbdurchlässigen Spiegeln eingelegt werden. Durch eine Irisblende vor diesen Streufolien konnte die Strahlung noch feiner reguliert werden. Allerdings durften die Irisblenden nur wenig geschlossen werden, da sonst die Mattscheiben auf der Dressurfläche nicht mehr gleichmäßig durchstrahlt waren.

Der Strahlengang für das Dressurlicht und die Weißkomponente des Vergleichslichtes war stets gleich aufgebaut. Abgesehen von der Steufolie direkt unter der

Dressurmattscheibe befanden sich höchstens drei weitere Folien im Strahlengang. Wie Kontrollexperimente zeigten, verwechselten die Bienen stets beide Weiß, selbst wenn das eine Weißlicht durch Einlegen von Streufolien in den Strahlengang in seiner Intensität vermindert wurde.

2.2.5. Raumbelichtung

Drei sternförmig angebrachte Leuchtstoffröhren bestrahlten den Dressurtisch von oben. Sie wurden über einen Gleichrichter mit 220 V Gleichstrom versorgt. Eine Streufolie unter den Röhren bewirkte eine diffuse Verteilung des Lichtes über der Dressurfläche. Die Beleuchtungsstärke betrug dort etwa 120 Lux. Mit Hilfe eines Fußschalters konnte die Deckenbeleuchtung schnell ein- und ausgeschaltet werden.

2.2.6. Meßvorrichtung

Zur Messung der Lichter diente eine Selenzelle (Bruno Lange) und ein nachgeschaltetes Spiegelgalvanometer mit 15 Ω Eingangswiderstand (Multiflex Galvanometer, Bruno Lange). Der Durchmesser der Selenzelle betrug 5 cm.

Die Intensitätsbestimmungen der Lichter wurden direkt über den Mattscheiben vorgenommen. Um möglichst viel Licht zu erfassen und möglichst unter gleichen Bedingungen zu messen, wurde ein Halterungsring aus Aluminium über die Mattscheibe gesteckt. In diesen Ring konnte dann von oben die Selenzelle eingesteckt werden.

Bei der Einstellung der Mischlichter wurden die Weißkomponente und die Farbkomponente jeweils getrennt gemessen; der andere Strahlengang wurde hierzu ausgeblendet.

2.3. Lichttechnische Angaben

2.3.1. Lichtquellen

Die spektrale Zusammensetzung des von der Xenonlampe emittierten Lichtes ergibt sich aus Abb. 4. Das Emissionsspektrum weist einen hohen UV- Anteil auf. Dieser ist für Untersuchungen des Farbensehens bei Bienen unerlässlich.

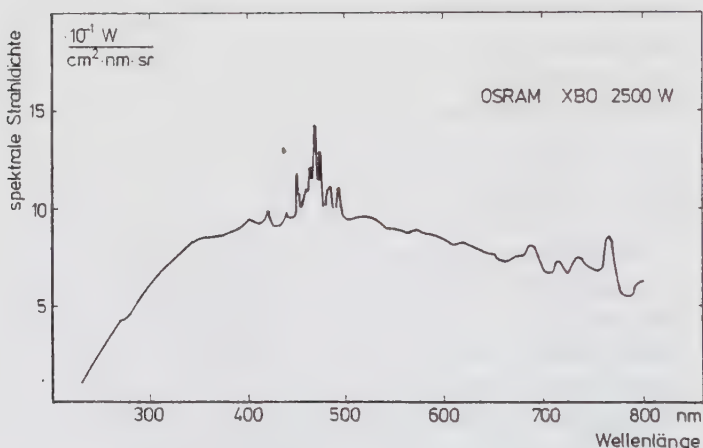


Abb. 4. Spektrale Strahldichte der Xenon- Hochdruck-Lampe XBO 2500 (mit freundlicher Genehmigung der Fa. Osram GmbH).

Die relative spektrale Strahldichte der Leuchtstoffröhren ist in Abb. 5 dargestellt.

Die Halogenlampe des Diaprojektors lieferte bis 400 nm eine genügend hohe Lichtintensität. Unterhalb von 400 nm war dagegen die Lichtausbeute nur noch gering. Deshalb wurde im UV- Bereich anstelle von engbandigen Interferenzfiltern öfters das breitbandigere Filterglas UG 1 eingesetzt.

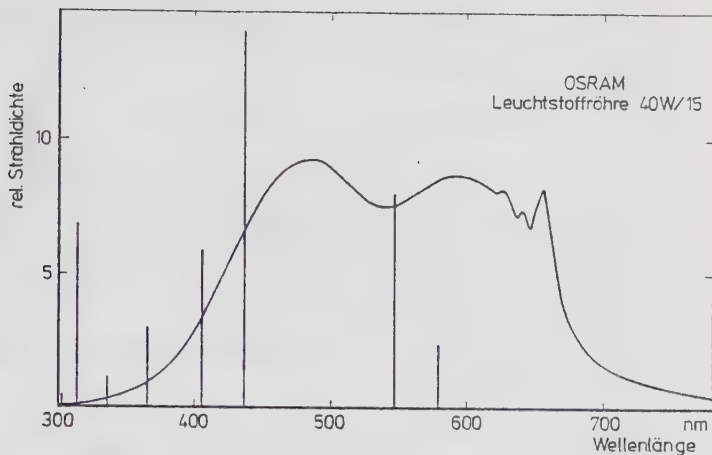


Abb. 5. Relative spektrale Strahllichte der Leuchtstoffröhren (mit freundlicher Genehmigung der Fa. Osram GmbH).

2.3.2. Reflexion der Spiegel

Der Oberfläche der beiden Hohlspiegel im Lampengehäuse war Aluminium aufgedampft, sodaß eine hinreichende UV- Reflexion gewährleistet war. Der Hauptspiegel war zusätzlich mit dem Spezialbelag "Vioflex" versehen. Dieser Belag erhöhte den UV- Anteil im reflektierten Licht.

Der Ablenkspiegel und der Keilspiegel, die jeweils aus den beiden Kaltlichtspiegeln UV R 12 und T 13 (Schott & Gen.) bestanden, reflektierten das für Bienen sichtbare Licht zu etwa 80 %.

Ebenso zeigte der Aluminium- Oberflächenspiegel im UV- und sichtbaren Bereich eine über alle Wellenlängen gleichmäßige Reflexion.

Die beiden halbdurchlässigen Spiegel vom Typ 412 (Schott & Gen.) reflektierten das Licht zu 30 %,

während die Transmission 70 % betrug. Das Verhältnis von Transmission und Reflexion änderte sich im UV- Bereich nur geringfügig.

2.3.3. Filter, Streufohlen, Mattscheiben

Für die Versuche standen verschiedene Interferenzfilter (UV- PIL, UV- IL, PIL, FIL, DAL der Fa. Schott & Gen.) zur Verfügung. Angegeben ist jeweils der Wellenlängenschwerpunkt des betreffenden Filters. Die Halbwertsbreite betrug im Schnitt 13,5 nm.

Im UV- Bereich wurde außerdem das Filterglas UG 1 (Abb. 6) eingesetzt.

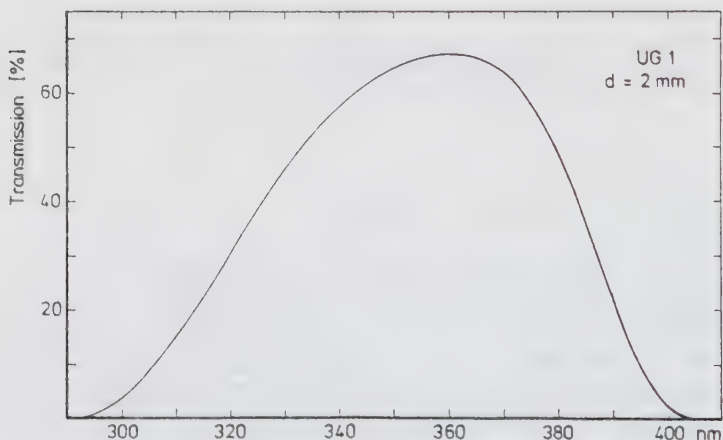


Abb. 6. Spektrale Transmission des Farbglasses UG 1 (Fa. Schott & Gen.). Dicke des Farbglasses: 2 mm.

Die spektrale Transmission der Streufohlen (Markenbezeichnung "Ultraplan") und der gewölbten Plexiglas-mattscheiben ergibt sich aus Abb. 7.

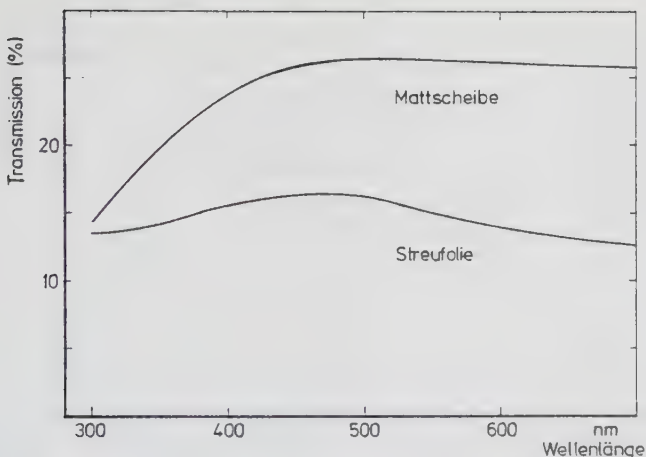


Abb. 7. Spektrale Transmission der Streufolien "Ultra-phan" und der gewölbten Plexiglas-mattscheiben.

2.3.4. Eichungen

Die spektrale Transmission der Filter, Streufolien und Mattscheiben wurde mit einem Spektralphotometer gemessen. Der Wellenlängenschwerpunkt der Interferenzfilter berechnete sich aus dem arithmetischen Mittel der unteren und oberen Wellenlänge, die jeweils der Hälfte der maximalen Transmission entsprach. Da die gemessenen Kurven i.a. asymmetrisch verliefen, fielen der Wellenlängenschwerpunkt und der Punkt maximaler Transmission selten zusammen. In der Regel betrugen aber die Abweichungen selten mehr als 2 nm.

Die spektrale Empfindlichkeit der Selenzelle (Abb. 8) wurde durch Vergleich mit einer kompensierten Thermosäule (Kipp & Zonen) bestimmt. Die am Galvanometer abgelesenen Skalenwerte konnten dann in Anzahl Quanten pro $\text{cm}^2 \cdot \text{s}$ umgerechnet werden.

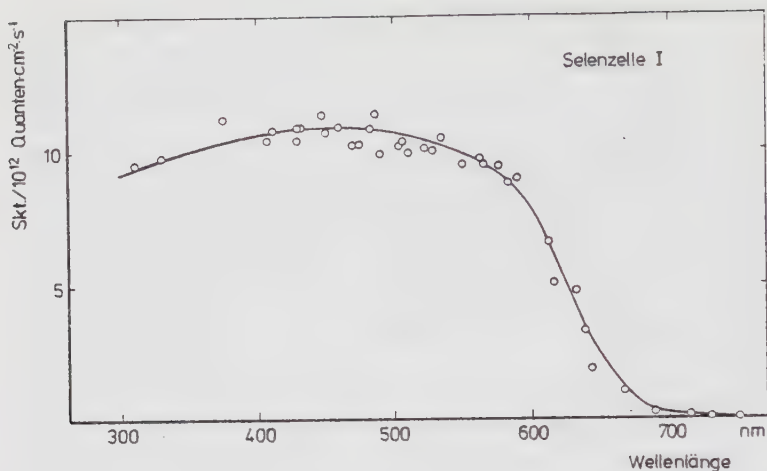


Abb. 8. Spektrale Empfindlichkeit der Selenzelle.
Die Ordinate gibt an, wieviele Skalenteile das Galvanometer anzeigt, wenn in einer Sekunde 10^{12} Quanten auf einen Quadratcentimeter der Selenzelle auftreffen. Aus dem Galvanometerauschlag läßt sich dann leicht die jeweilige Quantenstromdichte bestimmen.
Der Kurvenzug wurde von Hand durch die Meßpunkte gelegt.

2.4. Versuchsvorbereitung

2.4.1. Versuchstiere und Fensterfutterplatz

Im Freien, etwa 3 m vom Versuchsraum entfernt, wurde ein Fensterfutterplatz errichtet. Dieser hatte die Aufgabe, eine Sammelstelle für mehrere Bienen zu sein und Neuankömmlinge vom Versuchsraum fernzuhalten. Als Futtergefäß diente ein mit Zuckerwasser gefülltes Glas, das mit der Öffnung nach unten auf eine Glasplatte gestellt wurde. Aus dem Spalt zwischen Glas und Platte drang etwas

Zuckerwasser, welches die Bienen aufsaugen konnten. Sobald einige Bienen diesen Futterplatz gefunden hatten, stellte sich bald eine größere Schar ein, aus der dann die Versuchsbienen ausgewählt wurden. Die Bienen gehörten einer lokalen Rasse an. Diese stand der Rasse *Apis mellifica carnica* nahe.

Die Zuckerwasserkonzentration am Fensterfutterplatz wurde so gewählt, daß die Anzahl der Bienen 30 - 40 nicht überschritt: in der wärmeren Jahreszeit 5 bis 7 %, später im Herbst bis zu 25 %.

2.4.2. Andressur auf die Versuchsanordnung

Zur Andressur wurde eine Biene am Fensterfutterplatz mit einer kleinen Schachtel eingefangen und ins Zimmer getragen. Auf der Dressurfläche war statt einer Mattscheibe eine künstliche Futterquelle eingesetzt. Diese bestand in einer gewölbten Plexiglasscheibe, unter der ein kleines durchsichtiges Schälchen angeleimt war. Die Bienen konnten dann durch enge, in die Plexiglasscheibe gebohrte Öffnungen Zuckerwasser saugen.

Dicht über dieser künstlichen Futterquelle wurde die Schachtel nun einen Spalt geöffnet. Sobald die gefangene Biene ihren Rüssel herausstreckte und zu saugen begann, wurde die Schachtel weiter geöffnet und schließlich über der saugenden Biene vorsichtig weggenommen. Dann wurde die Biene zur Identifikation mit einem Farbfleck auf dem Thorax oder Abdomen markiert.

Nach dem Saugen machte die Biene im allgemeinen einen Orientierungsflug und kehrte in weiten Schleifen durch das anfangs noch nicht abgedeckte Fenster zum Stock zurück. Meist mußte sie noch ein- bis zweimal vom Fensterfutterplatz weggefangen werden, bevor sie von selbst die künstliche Futterquelle im Versuchsraum fand. Bei dieser Andressur lernte sie zugleich die Dressurfarbe.

In der Regel wurden mehrere Bienen gleichzeitig andressiert, und aus diesen eine geeignete Biene für die

Versuche ausgewählt. Die künstliche Futterquelle wurde dann wieder durch eine normale Mattscheibe ersetzt.

2.5. Meßmethode

2.5.1. Versuchsablauf

Die Versuche erfolgten in einer Test- Dressur- Reihe. Auf der einen Mattscheibe leuchtete die Dressurfarbe, auf der anderen die Alternativfarbe. Weiße Plastikbecher bedeckten die beiden anderen Mattscheiben. In der Dressurphase wurden die Bienen bei jedem richtigen Setzer (= Setzer auf die Mattscheibe mit dem Dressurlicht) mit einem Futterstab belohnt.

Dieser war aus einem 50 cm langen, an einem Ende abgeflachten und abgewinkelten Flexiglasstab hergestellt. Die Bienen konnten dann auf dem flachen Teil des Futterstabes aus der Öffnung eines PVC- Schlauches Zuckerwasser saugen. Das andere Ende des 2,5 m langen PVC- Schlauches stand in Verbindung mit einer Spritze, die mit Zuckerwasser gefüllt war. Ein Elektromotor bewegte über einen Vorschub den Spritzenkolben nach vorn. Über einen Fußdruckschalter wurde die Zuckerwasserzufuhr so reguliert, daß am Ende des PVC- Schlauches nur ein kleiner Zuckerwassertropfen überstand.

Die Zuckerwasserkonzentration lag über der des Fensterfutterplatzes, wurde aber so niedrig gehalten, daß die Bienen nicht zu sterzeln begannen.

Während die jeweilige Versuchsbiene den kleinen Zuckerwassertropfen wegsaugte, wurde sie mitsamt Stab etwa 50 cm über die Mitte des Dressurtisches gehoben und konnte dort von neuem die Mattscheiben anfliegen. Da sie nur mit einem kleinen Zuckerwassertropfen belohnt wurde, mußte sie vom Futterstab aus mehrmals wählen, bis sie ihren Honigmagen gefüllt hatte.

Nach jedem Hochheben des Futterstabes wurde der Dressurtisch zur Vermeidung einer Ortsdressur gedreht. Ein Anschlag am Tisch verhinderte, daß sich das Stromkabel

des Diaprojektors verwickelte oder sogar abriß.

Um eine Duftdressur auszuschließen, wurde während der Abwesenheit der Biene die Abdeckplatte um 90° gedreht. Die vorher verdeckten Mattscheiben wurden jetzt von den Lichtern durchstrahlt, während die anderen mit den Plastikbechern bedeckt wurden. Zusätzlich wurden die Mattscheiben einmal am Tag ausgewechselt und gesäubert. Alle zwei bis drei Tage erfolgte auch eine sorgfältige Reinigung der Abdeckplatte.

Nachdem sich nach mehreren Belohnungsphasen der Lernerfolg eingestellt hatte - die Bienen lernten das Dressurlicht mit annähernd 100 % iger Wahlhäufigkeit - wurden die Bienen bei jedem Versuch zunächst drei Minuten lang getestet (Testphase). In dieser Phase wurden auch die richtigen Wahlen nicht belohnt. Eine Adressur oder Verschlechterung der Unterscheidung am Ende des Testes konnte nicht festgestellt werden. Der Test wurde allerdings dann vorzeitig beendet, wenn sich die Bienen nur noch zögernd setzten. Nach jeder Testphase wurden die Bienen dann wieder mit dem Futterstab belohnt.

Bei manchen Bienen war es zweckmäßig, sie auch während der Testphase zwischendurch zu belohnen. Man erreichte dadurch eine konstantere Anzahl von Wahlen und meist sogar mehr Entscheidungen pro Besuch als bei der starren Test- Dressur- Folge. Dieses Verfahren kommt zudem der natürlichen Situation näher als eine zu künstliche Einteilung in Test- und Dressurphase.

2.5.2. Einstellung der Lichter

Das Dressurlicht war stets das weiße Licht der Xenonlampe, das Vergleichslicht ein Mischlicht aus Weißlicht und Spektrallicht. Dieses Verfahren hatte den Vorteil, daß sich während der ganzen Versuchsserie die Dressurfarbe nicht änderte, Umdressuren auf andere Farben also nicht notwendig waren.

Da Bienen bei der Wahl zwischen zwei farbigen Lichtern im allgemeinen das hellere Licht spontan bevorzugen,

wurde das Vergleichslicht stets heller als das Dressurlicht eingestellt. Dadurch war gewährleistet, daß in den Tests die Wahl des Weißlichtes nicht durch die spontane Bevorzugung der helleren Farbe bedingt war, sondern eine Folge der vorangegangenen Farbdressur war.

DAUMER (1956) hatte in seinen Experimenten gezeigt, daß man bei Farbdressuren bei der Helligkeitseinstellung der Lichter einen großen Spielraum hat. Er konnte die Intensität der Dressurlichter auf ein Siebtel verringern bzw. auf das Siebenfache erhöhen, ohne daß sich ein Unterschied in den Ergebnissen zeigte.

Ob auch bei den vorliegenden Versuchen der Helligkeitsunterschied zwischen Weiß- und Vergleichslicht keine Rolle spielte, wurde in einem Kontrollexperiment geprüft. Zunächst wurde versucht, beide Lichter bienensubjektiv gleich hell einzustellen. Hierzu wurden die physikalisch gemessenen Intensitätswerte in bienensubjektive "Helligkeits"- Werte umgerechnet. Dieses Verfahren ist in Anhang I ausführlich beschrieben; es entspricht beim menschlichen Farbsehen der Angabe von Helligkeitswerten in Lux.

Der Kontrollversuch wurde folgendermaßen durchgeführt: Eine Biene wurde auf Weißlicht dressiert, und im Test ihre Wahlreaktion zwischen dem Dressurlicht "Weiß" und einem Mischlicht, das aus Weiß und einer Spektralfarbe zusammengesetzt war, gemessen. Der Farbanteil des Mischlichtes wurde stufenweise herabgesetzt, bis die Biene das Weiß- und Vergleichslicht verwechselte.

In der ersten Versuchsserie (Fall a) waren beide Lichter bienensubjektiv gleich hell eingestellt. In der zweiten Meßreihe (Fall b) wurde das Dressurweiß nur noch halb so hell wie das Vergleichslicht eingestellt.

Die Ergebnisse beider Meßreihen sind in Abb. 9 dargestellt. Die Ordinate gibt an, wie häufig die Biene die Dressurfarbe wählte. Die Abszisse gibt in einem logarithmischen Maßstab die Intensität der Farbkompo-

nente des Vergleichslichtes wieder. Die Intensität der Weißkomponente war bei den einzelnen Tests konstant und hatte einen Wert von 1000 rel. Einheiten.

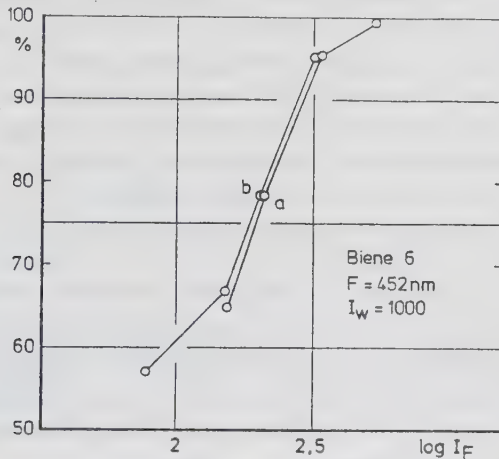


Abb. 9. Wahlhäufigkeit auf Weiß gegenüber einem Vergleichslicht aus Weiß und einem Spektrallicht der Wellenlänge 452 nm. Die Weißkomponente des Vergleichslichtes beträgt konstant 1000 rel. Einheiten. Die Intensität des Spektrallichtes ist auf der Abszisse aufgetragen. Fall a: Dressurlicht und Vergleichslicht sind gleich hell eingestellt. Fall b: Das Dressurlicht ist halb so hell wie das Vergleichslicht eingestellt.

Beide Meßkurven haben den gleichen Verlauf. Damit wurde also sicher gestellt, daß ein Helligkeitsunterschied das Wahlverhalten nicht beeinflusste, wenn die Dressurfarbe dunkler als die Vergleichsfarbe eingestellt war.

Eine Einstellung auf helligkeitsgleiche Lichter war schwierig und konnte in der kurzen Zeit zwischen zwei Besuchen der Biene selten durchgeführt werden. Bei den weiteren Versuchen wurde deshalb das Dressurlicht stets auf den Intensitätswert der Weißkomponente eingestellt. Die Forderung, daß es dunkler als das Vergleichslicht sein sollte, ist damit erfüllt.

Energiegleiche oder quantengleiche Lichter unterschiedlicher Wellenlänge erscheinen Bienen verschieden hell. Deshalb sind Intensitäten von verschiedenfarbigen Lichtern nicht vergleichbar. Die Intensitätsangaben in dieser Arbeit erfolgen in relativen Einheiten. Sie geben den jeweiligen Zeigerausschlag am Galvanometer wieder. Sofern es nötig war, konnten die Intensitäten von Spektrallichtern leicht in Quanten pro $\text{cm}^2 \cdot \text{s}$ umgerechnet werden.

Eine Übersicht über absolute Intensitätswerte einiger Lichter ist in Tab. 1 wiedergegeben.

Tab. 1. absolute Intensitäten einiger Lichter

Farbton	rel. Einheit	absoluter Intensitätswert (auf menschliches Sehsystem bezogen)
weiß (Xenonlampe)	1000	90 Lux
357,5 nm	100	$9,8 \cdot 10^{12}$ Quanten/ $\text{cm}^2 \cdot \text{s}$
452 nm	100	$9,3 \cdot 10^{12}$ Quanten/ $\text{cm}^2 \cdot \text{s}$
550 nm	100	$1,0 \cdot 10^{13}$ Quanten/ $\text{cm}^2 \cdot \text{s}$

2.5.3. Auswertung

Bei der Auswertung der Wahlen aus der Dressurphase wurden nur die Anflüge vom Futterstab aus gewertet. Dadurch war die Ausgangssituation für jede Entscheidung immer dieselbe.

Bei den Tests zählte jede Wahl. Gewertet wurde hier nur, wenn die Bienen mit allen Beinen die Mattscheiben berührt hatten oder für eine kurze Zeit aufgehört hatten, mit den Flügeln zu schlagen. Kurzes Antippen der Mattscheiben mit dem Rüssel oder Abdomen wurde nicht berücksichtigt, da hier nur schwer zu entscheiden war, ob

die Berührung zufällig war oder nicht.

Im allgemeinen war die Wahlsicherheit der Bienen in der Dressurphase besser als in der Testphase (vergl. v.HELVERSEN, 1972). Als Maß für die Reaktion der Bienen wurde das arithmetische Mittel aus der prozentualen Häufigkeit der Testphase und zugehörigen Dressurphase gezogen.

Man erhielt pro Besuch der Testphase etwa 35 Entscheidungen der Biene. Dazu kommen in der anschließenden Belohnungsphase noch weitere 10 - 15 Wahlen.

Für die einzelnen Meßpunkte lagen im Schnitt etwa 250 Entscheidungen der Biene zugrunde. Ein Meßbeispiel zeigt Tab. 2.

Sofern nicht anders berichtet, wurden in den Abbildungen die Kurven von Hand gezogen. Ließ eine Funktion einen linearen Verlauf vermuten, wurde die Regressionsgerade berechnet und eingezeichnet.

Tab. 2. Meßbeispiel

Biene 6

25.8.73

Dressurlicht: Weißlicht (1000 rel. Einheiten)

Vergleichslicht: Weißlicht (1000 rel. Einheiten) +
Spektrallicht 452 nm (210 rel. Einheiten)

Nummer des Besuchs	Testphase		Belohnungsphase	
	n ₊	n ₋	n ₊	n ₋
1	25	8	11	5
2	17	8	10	4
3	28	6	11	3
4	19	14	9	3
5	30	8	15	0
6	19	3	12	3
7	30	1	8	4
8	22	6	11	1
Summe	190	54	87	23
Prozent	77,9 %		79,1 %	
Wahlhäufigkeit: 78,5 % (n = 354)				

(Dieser Meßpunkt ist in Abb. 9, Fall a eingezeichnet)

3. Ergebnisse

3.1. Zur Unterscheidung zwischen Weiß und mit Weiß verhüllten Farben

a) erste Versuchsreihe: die Wahlhäufigkeit als Funktion der Intensität der Farbkomponente des Vergleichslichtes.

Nach erfolgter Dressur auf Weiß wurden einer Biene ein Weißlicht und ein Vergleichslicht, das durch Mischung von Weißlicht (Weißkomponente) und einem Spektrallicht (Farbkomponente) erzeugt wurde, zur Unterscheidung angeboten. Die Intensität der zu Weiß gemischten Farbe wurde zunächst so hoch gewählt, daß die Biene das Dressurlicht und das Vergleichslicht sicher unterscheiden konnte.

Nach etwa 250 Entscheidungen der Biene wurde die Intensität der Farbkomponente um die Hälfte herabgesetzt. Die Weißkomponente dagegen blieb unverändert. Auch die Intensität des Dressurweiß wurde konstant gehalten; sie hatte den gleichen Wert wie die Intensität der Weißkomponente.

Die Biene wurde **wieder** getestet, d.h. es wurde erneut gemessen, wie häufig die Biene das Dressurweiß wählte. Die Intensität des Farblichtes wurde dann stufenweise weiter vermindert, bis die Biene schließlich das Dressurweiß und das Vergleichslicht nahezu verwechselte.

Anschließend wurden die Tests bei anders eingestellten Vergleichslichtern wiederholt: Variiert wurde die (pro Meßkurve konstante) Intensität der Weißkomponente und die Wellenlänge der Farbkomponente.

Die Ergebnisse dieser Messungen sind in den Abb. 10 bis 14 dargestellt. Sie wurden von drei verschiedenen Bienen gewonnen.

Innerhalb jeder Kurve nahm die Wahlhäufigkeit, mit der das Dressurweiß gewählt wurde, mit fallender Intensität

der Farbkomponente ab. Offenbar nahm also mit einer Verringerung der Farbtintensität die Weißverhüllung des Vergleichslichtes zu; dieses wurde schließlich mit dem Dressurlicht verwechselt.

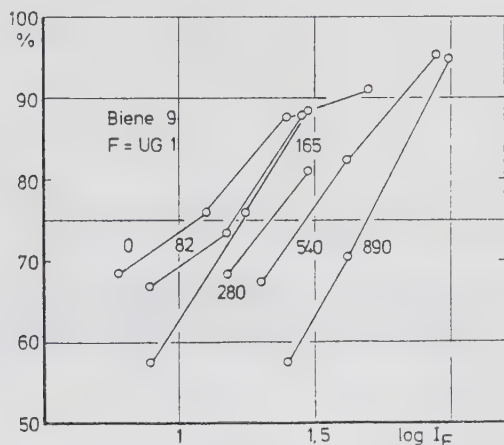


Abb. 10. Wahlhäufigkeit als Funktion der Intensität der Farbkomponente. Diese war ein ultraviolettes Licht, das mit Hilfe des Farbglases UG 1 erzeugt wurde. An der Ordinate ist der Prozentsatz der Wahlen auf das Dressurlicht angetragen, an der Abszisse die Intensität der Farbkomponente. Die Intensität der Weißkomponente des Vergleichslichtes ist als Zahl neben den Meßkurven notiert. Beide Intensitätsangaben erfolgen in relativen Einheiten und sind nicht miteinander vergleichbar. ($n = 5180$)

Alle Meßkurven ($R/\log I$ - Kurven) zeigen einen im wesentlichen sigmoiden Verlauf. Sie unterscheiden sich im Prinzip nur durch ihre Lage längs der Abszisse.

Die Meßkurven in Abb. 10 liegen um etwa eine halbe logarithmische Einheit weiter links als die vergleichbaren Kurven in Abb. 11. Entsprechendes gilt auch beim Vergleich der Kurvenscharen in Abb. 13 und 14.

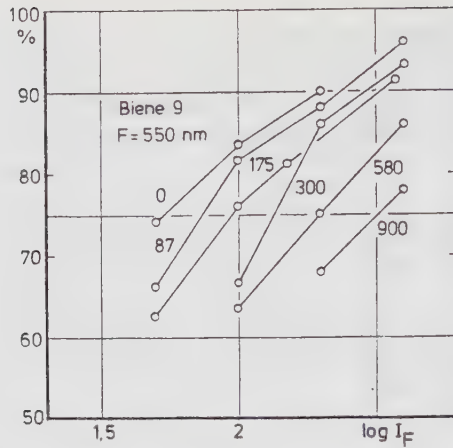


Abb. 11. Wahlhäufigkeit als Funktion der Intensität der Farbkomponente. Diese war ein Spektrallicht der Wellenlänge von 550 nm. ($n = 4030$)

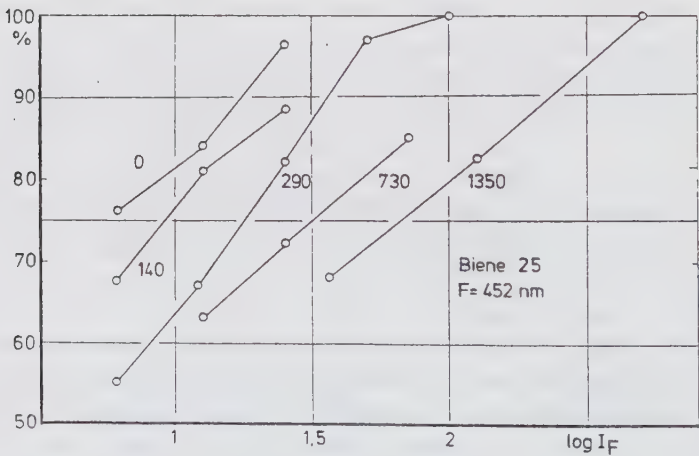


Abb. 12. Wahlhäufigkeit als Funktion der Intensität der Farbkomponente. Diese war ein Spektrallicht der Wellenlänge von 452 nm. ($n = 2852$)

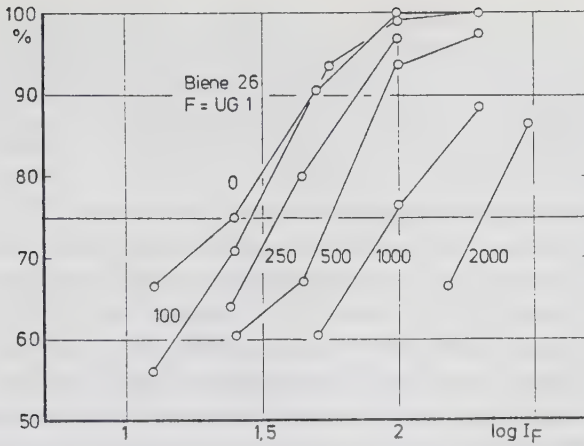


Abb. 13. Wahlhäufigkeit als Funktion der Intensität der Farbkomponente. Diese war ein mit Hilfe des UG 1-Glases erzeugtes ultraviolettes Licht. ($n = 4801$)

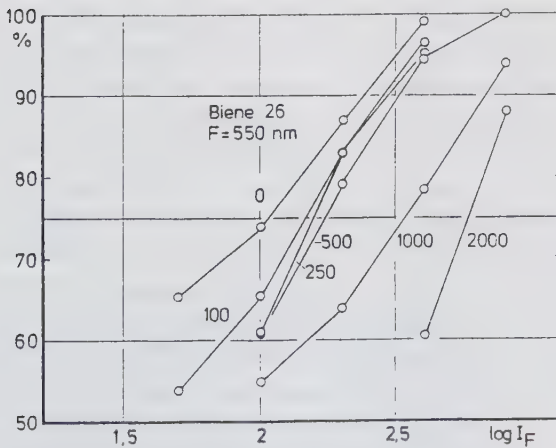


Abb. 14. Wahlhäufigkeit als Funktion der Intensität der Farbkomponente. Diese war ein Spektrallicht der Wellenlänge von 550 nm. ($n = 5819$)

Diese Verschiebung der Kurvenscharen längs der Abszisse spiegelt die unterschiedliche Reizwirksamkeit verschiedener Wellenlängen wieder. Bei einer Zumischung zu Weiß besitzt demnach ein UV- Licht eine grössere "Färbekraft" als ein Grünlicht.

+

Aus den in den Abb. 10 - 14 dargestellten Ergebnissen ließ sich für jede Wellenlänge eine Intensitätskennlinie des Sättigungssehens gewinnen. Diese gibt an, wie die Komponenten der Vergleichslichter, nämlich das Weißlicht und die Spektralfarbe, in ihrer Intensität einzustellen sind, damit die Bienen das Dressurweiß mit einer willkürlich festgelegten Wahlhäufigkeit von 75 % wählen.

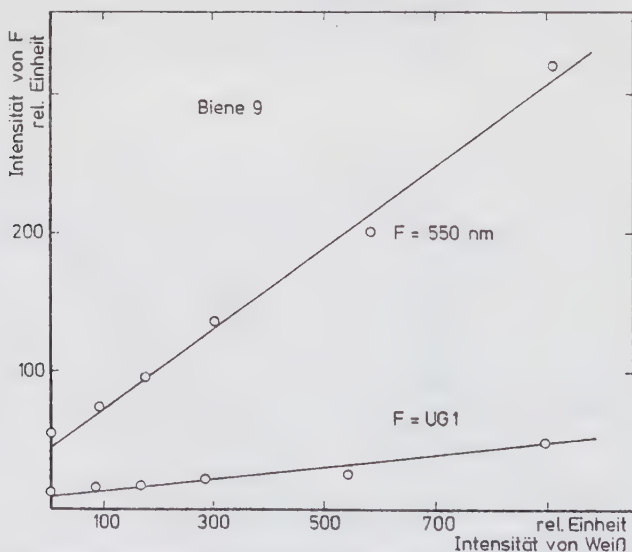


Abb. 15. Intensitätskennlinie des Sättigungssehens. Auf der Ordinate ist die Intensität der Farbkomponente, auf der Abszisse die Intensität der Weißkomponente des Vergleichslichtes aufgetragen. Die Wahlhäufigkeit beträgt konstant 75 %. Die Farbkomponente wurde mit Hilfe des Farbglases UG 1 bzw. dem Interferenzfilter 452 nm hergestellt.

In den Abb. 15 - 17 sind für einige Farben die Intensitätskennlinien des Sättigungssehens dargestellt. Auf der Abszisse ist jeweils die Intensität der Weißkomponente der Vergleichsfarben, auf der Ordinate die entsprechende Intensität der Farbkomponente aufgetragen. Die in den Abbildungen eingezeichneten Wertepaare entsprechen den Schnittpunkten der $R/\log I$ -Kurven mit der Abszissenparallelen durch 75 % Wahlhäufigkeit (Abb. 10 bis Abb. 14).

Alle Kennlinien zeigen in einem weiten Intensitätsbereich einen linearen Verlauf. Verminderte man also die Intensität der Farbkomponente um einen bestimmten Faktor, so mußte zur Konstanthaltung der Wahlhäufigkeit die Intensität der Weißkomponente um denselben Faktor vermindert werden. Die Wahlhäufigkeit hing demnach unabhängig von der Gesamtintensität der Lichter im wesentlichen vom prozentualen Farbanteil der Vergleichslichter ab.

Der unterschiedliche Anstieg der einzelnen Kennlinien spiegelt die Verschiebung der Kurvenschar aus Abb. 10 bzw. 13 im Vergleich zu den Kurven in Abb. 11 bzw. 14 wieder. Wegen der größeren Reizwirksamkeit von ultraviolettem Licht konnte bei gleich guter Unterscheidung zu Weiß ein ultraviolettes Licht stärker mit Weiß verhüllt sein als ein grünes Licht.

Bei niedrigen Intensitäten biegen allerdings einige Intensitätskennlinien zur Ordinate hin ab. Offenbar ist hier der prozentuale Farbanteil nicht mehr allein entscheidend für das Unterscheidungsvermögen der Bienen. Auf diesen Punkt wird im nächsten Abschnitt und in der Diskussion noch näher eingegangen.

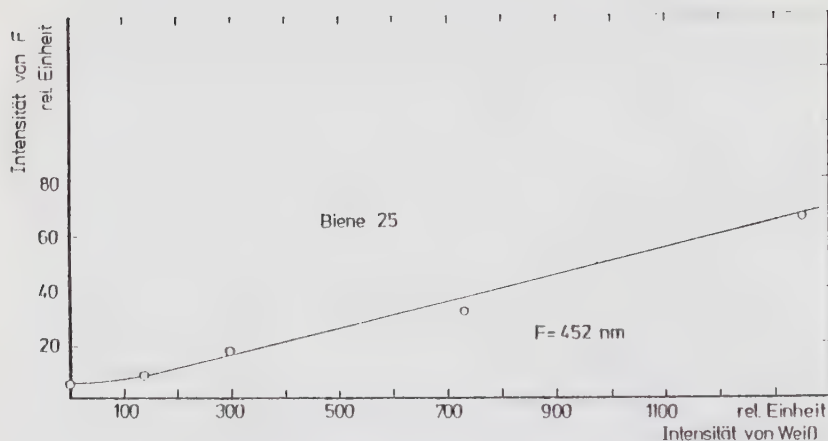


Abb. 16. Intensitätskennlinie des Sättigungssehens für die Wellenlänge 452 nm.

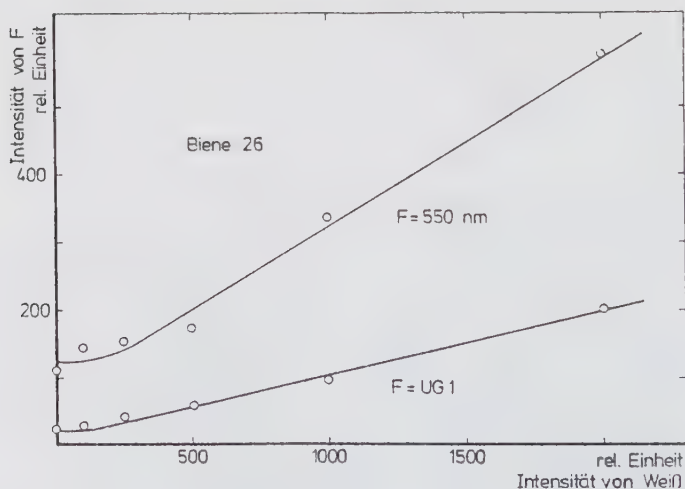


Abb. 17. Intensitätskennlinien des Sättigungssehens für die Wellenlänge 550 nm und einer mit Hilfe des Farbglases UG 1 hergestellten Farbe.

- b) zweite Versuchsreihe: eine modifizierte Meßmethode zur Ermittlung von Intensitätskennlinien.

Bei den Messungen ergab sich folgende prinzipielle Schwierigkeit: Die Wahlhäufigkeit der Bienen war bei gleicher Einstellung der Lichter starken Schwankungen unterworfen. Diese Schwankungen wurden durch die jeweilige Wetterlage, Stimmung im Volk, Blütentracht usw. bedingt, also durch Faktoren, die in Verhaltensexperimenten mit freifliegenden Bienen kaum konstant gehalten werden können.

Um die Meßfehler möglichst gering zu halten, wurde deshalb versucht, über eine große Zahl an Wahlen die Abweichungen gegenseitig zu kompensieren.

Dies hatte aber den Nachteil, daß die Versuchsdauer im Vergleich zur Lebenserwartung der Bienen recht lang war. Es konnten deshalb bei einer einzelnen Biene nur wenige Meßpunkte genau ermittelt werden, was einen Vergleich der einzelnen Ergebnisse erschwerte.

Um in gleicher Zeit mehr Meßpunkte zu erhalten, wurde die Meßmethode zur Gewinnung von Intensitätskennlinien modifiziert.

Da die $R/\log I$ - Kurven der Abb. 10 - 14 alle denselben Verlauf hatten und lediglich längs der logarithmischen Intensitätsachse parallel verschoben waren, ließ sich aus ihnen eine allgemeine Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve ermitteln. Diese gibt unabhängig vom Farbton und von der Intensität des Vergleichslichtes die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der relativen Intensität der Farbkomponente wieder. Zur Ermittlung der "Schwellenintensität" bei 75 % Wahlhäufigkeit genügte dann ein einzelner Meßpunkt.

Der Verlauf der allgemeinen Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve wurde ermittelt, indem alle Meßkurven der Abb. 10 - 14 abszissenparallel verschoben wurden, bis sie weitgehend zur Deckung gebracht waren (Abb. 18). Dieses Verfahren entspricht im linearen Maßstab einer

Multiplikation der $R/\log I$ - Funktion mit einem Faktor. Der Verlauf der so gewonnenen Kurve stimmt mit der von v. HELVERSEN (1972) ermittelten allgemeinen Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve gut überein.

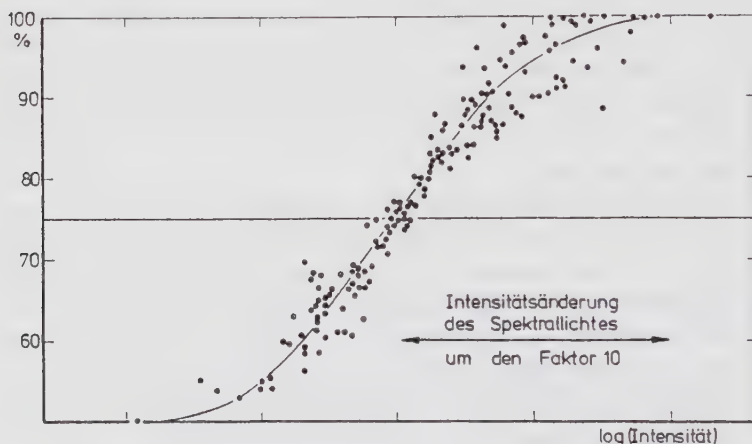


Abb. 18. Allgemeine Intensitäts- Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit. Alle Kurven der Abb. 10 -14 wurden abszissenparallel verschoben, bis sie weitgehend zur Deckung gebracht waren. Durch die Punkteschar wurde von Hand die allgemeine Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve gezogen.

Da die allgemeine Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve im mittleren Bereich - zwischen 60 % und 90 % Wahlhäufigkeit - nahezu linear verläuft, wurde bei den folgenden Experimenten versucht, die Vergleichslichter in ihrer Zusammensetzung jeweils so einzustellen, daß die Wahlhäufigkeiten der Bienen zwischen 60 % und 90 % betrugen. Ergebnisse, die nicht in diesem Wahlbereich lagen, wurden verworfen. In diesen Fällen wurde der Farbanteil des Vergleichslichtes geändert und erneut gemessen.

Ein Beispiel einer solchen Meßreihe zeigt Abb. 19. Durch die einzelnen Meßpunkte wurde die allgemeine Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve (Abb. 18) gelegt und jeweils ihr Schnittpunkt mit der Abszissenparallelen bei 75 % Wahlhäufigkeit ermittelt.

Die durch diese Interpolation gewonnenen Intensitätskennlinien des Sättigungssehens sind in Abb. 20 eingezeichnet.

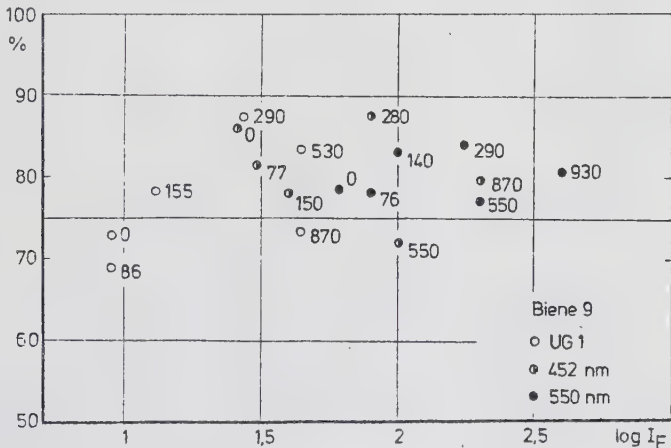


Abb. 19. Wahlhäufigkeit in Abhängigkeit von der Zusammensetzung verschiedener Mischfarben. Diese unterscheiden sich im Farbton (verschiedene Symbole für die Meßpunkte), in der relativen Intensität des Weiß (Zahl neben den Meßpunkten) und in der relativen Intensität der zu Weiß gemischten Farbe (Abszisse).

Weitere Kennlinien wurden in entsprechender Weise von anderen Bienen gewonnen (Abb. 21 u. 22). Der prinzipielle Verlauf aller Kennlinien ist gleich und soll an Abb. 20 näher beschrieben werden.

Wie schon vorher erwähnt, verlaufen die Intensitätskennlinien des Sättigungssehens im wesentlichen linear. Auffallend ist, daß die Verlängerung der einzelnen Geraden nicht durch den Ursprung des Koordinatensystems

geht. Bei der Annahme, daß die Wahlhäufigkeit vom prozentualen Farbanteil abhängt, wäre dies aber zu erwarten.

Die Messungen nun ergaben, daß alle Geraden um einen bestimmten Betrag nach links verschoben sind: die Verlängerungen der drei Geraden in Abb. 20 schneiden sich in einem Punkt auf der Abszisse (siehe Pfeil).

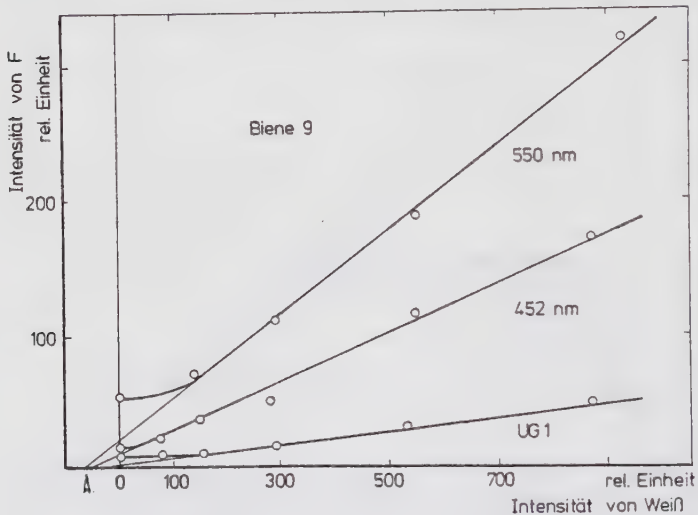


Abb. 20. Intensitätskennlinien des Sättigungssehens. Der Pfeil gibt den Schnittpunkt der Geraden an. Näheres siehe Text.

Jedem Intensitätswert der Farbkomponente war also offensichtlich ein zu kleiner Wert von Weiß zugeordnet worden. Die Differenz zum richtigen, größeren Intensitätswert der Weißkomponente war bei allen Messungen konstant und ergab sich aus dem Abszissenabschnitt zwischen dem Schnittpunkt der Geradenverlängerungen und dem Koordinatenursprung. Der Differenzwert betrug 70 rel. Einheiten.

Bei den anderen Abbildungen der Intensitätskennlinien (Abb. 15 - 17 und Abb. 21 u. 22) schwankt der entspre-

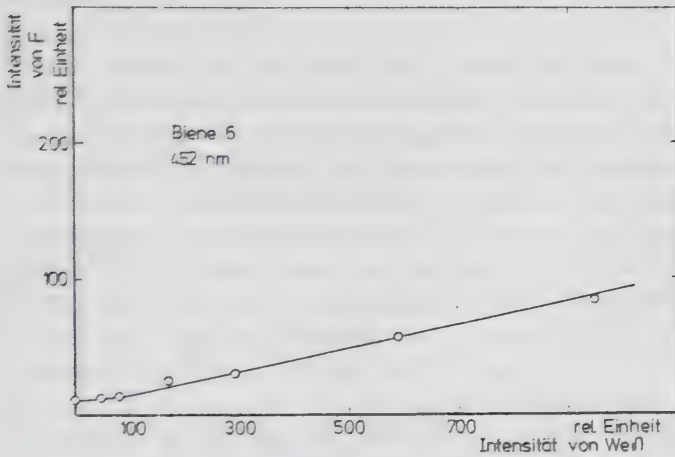


Abb. 21. Intensitätskennlinien des Sättigungssehens.

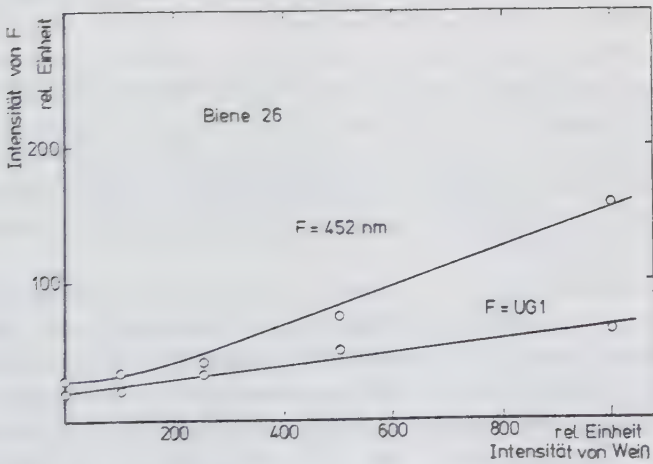


Abb. 22. Intensitätskennlinien des Sättigungssehens.

chende Abszissenabschnitt zwischen 150 und 50 relativen Einheiten, beträgt aber im Mittel wieder 70 rel. Einheiten.

Daß bei allen Messungen eine zu geringe Weißintensität gemessen wurde, läßt sich aus der Meßvorschrift leicht erklären. Die Mattscheiben strahlten ja Weißlicht von zwei verschiedenen Quellen ab: das eine Weißlicht entstammte der Xenonlampe und durchstrahlte die Mattscheibe von unten; nur dieses Licht wurde durch die Selenzelle gemessen. Zusätzlich strahlte aber jede Mattscheibe noch das reflektierte Licht der Deckenbeleuchtung ab. Dieses Licht ließ sich aber ohne größeren technischen Aufwand nicht messen, da eine Störung des Lichteinfalls auf die Mattscheiben durch das Meßgerät umgangen werden mußte.

Da die Deckenbeleuchtung und damit das reflektierte Licht während aller Versuche konstant gehalten wurde, wurde die Intensität des von den Mattscheiben abgestrahlten Lichtes immer um denselben Betrag zu gering gemessen. Dieser ergab sich dann aber indirekt aus dem Wahlverhalten der Bienen.

Einige Kennlinien biegen bei den unteren Intensitäten abszissenparallel ab. Dies ist besonders bei den Kennlinien mit steilem Anstieg ausgeprägt, während es bei den flacheren weniger deutlich ist.

Daß dieser Verlauf der Kennlinien im unteren Intensitätsbereich charakteristisch ist, soll im folgenden überlegt werden:

1. theoretische Überlegungen: Eine zu Weiß gemischte Farbe kann nur dann einen Farbton erzeugen, wenn ihre Intensität einen Mindestbetrag überschritten hat. Dieser wird durch die Wahrnehmungsschwelle für die betreffende Spektralfarbe bestimmt. Wird nun die Intensität des Weiß verringert, kann die Intensität der Spektralfarbe im Mischlicht - bei einer konstanten Wahlhäufigkeit von 75 % - solange um denselben Faktor verringert werden, bis die für die Farbtonwahrnehmung notwendige

Mindestintensität erreicht ist. Bei weiterer Verminderung der Weißintensität bleibt die Farbinsensitivität konstant; die Intensitätskennlinie verläuft von da an abszissenparallel.

2. experimentelle Überprüfung: Der Verlauf einer Intensitätskennlinie im unteren Intensitätsbereich wurde bei einer einzelnen Biene unter großem Zeitaufwand durch mehrere Meßpunkte genau ermittelt (Abb. 23). Das Abbiegen zur Ordinate hin ist evident.

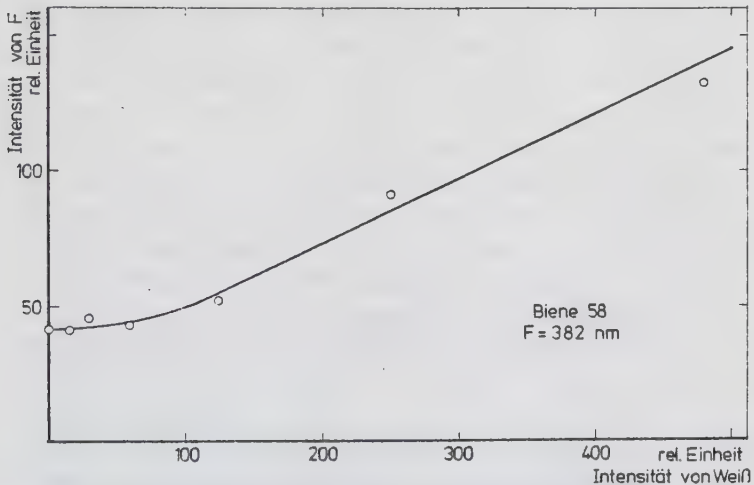


Abb. 23. Intensitätskennlinie des Sättigungssehens für die Wellenlänge 382 nm. Der weitere Verlauf dieser Kennlinie zu den höheren Intensitäten hin ist in Abb. 24 dargestellt. Man beachte die um den Faktor 10 gestreckten Koordinaten.

In zwei Versuchsserien wurde das Sättigungssehen bei sehr hohen Intensitäten untersucht. Die Lichter waren hier so hoch eingestellt, daß die Bienen beim Anflug auf die Mattscheiben öfters einen Licht- Rücken- Reflex zeigten.

Die entsprechenden Intensitätskennlinien sind in Abb. 24 dargestellt. Ihr Verlauf entspricht den anderen Kennlinien, ist aber bei den extrem hohen Intensitäten

nicht mehr linear, sondern zeigt eine konkave Krümmung. Das Vergleichslicht enthält also einen relativ höheren Farbanteil als bei den niedrigeren Intensitäten. Eine Deutung hierfür wird in der Diskussion gegeben.

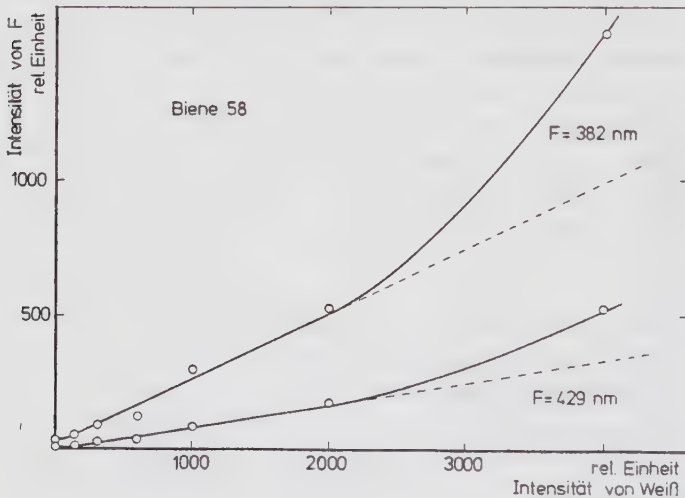


Abb. 24. Intensitätskennlinien des Sättigungssehens: Verlauf der Kennlinien bei sehr hohen Intensitäten. Die Kennlinien verlaufen bis etwa zur Weißintensität 2000 rel. Einheiten linear. Die gestrichelten Hilfslinien verdeutlichen, wie stark der Farbanteil bei hohen Intensitäten erhöht werden muß, damit eine konstante Wahlhäufigkeit von 75 % gewährleistet bleibt.

3.2. Die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der colorimetrischen Reinheit der Vergleichsfarbe

Die Intensitätskennlinien des Sättigungssehens sind wellenlängenabhängig: Bei konstanter Wahlhäufigkeit von 75 % enthielt ein ultraviolettes Vergleichslicht einen weit geringeren Farbanteil als ein grünes Vergleichslicht. Spiegelt diese Wellenlängenabhängigkeit allein die unterschiedliche Empfindlichkeit für die einzelnen Spektralfarben wieder oder beeinflussen noch weitere Faktoren das Sättigungssehen?

Zur Beantwortung dieser Frage wurde der prozentuale Farbanteil durch eine Größe ausgedrückt, die der "colorimetrischen Reinheit" beim menschlichen Farbsehen entspricht. Unter der colorimetrischen Reinheit einer Farbe, die aus Weiß und Spektralfarbe ermischt wurde, versteht man den Quotienten aus der Intensität der Spektralfarbkomponente zur Gesamtintensität der Mischfarbe. Die Intensitäten werden mit einem Luxmeter bestimmt. Die physikalisch gemessenen Intensitätswerte sind also mit der relativen spektralen Empfindlichkeit ($V(\lambda)$ -Funktion) gewichtet.

Von allen Vergleichslichtern wurde nun die colorimetrische Reinheit in entsprechender Weise berechnet. Die gemessenen Intensitäten wurden mit der spektralen Empfindlichkeit der Biene multipliziert und der Quotient aus der Intensität der Farbkomponente zur Gesamtintensität gebildet (Näheres siehe Anhang II).

Zu der mit Hilfe der Selenzelle gemessenen Weißintensität wurden jeweils 70 rel. Einheiten addiert. Damit wurde berücksichtigt, daß der Weißanteil der Vergleichslichter aus dem Licht der Xenonlampe und dem reflektierten Raumlicht bestand.

Die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der colorimetrischen Reinheit der Vergleichslichter ist in Abb. 25 dargestellt. Die Angabe der Farbreinheitswerte erfolgt in relativen Einheiten. Der Farbton der Vergleichslichter

wird durch die verschiedenen Symbole der Meßpunkte wiedergegeben.

Es wurden nur solche Messungen berücksichtigt und als Meßpunkte in Abb. 25 eingezeichnet, bei denen die Intensitäten der Farbkomponenten deutlich über der absoluten Wahrnehmungsschwelle lagen. Denn vergleichen lassen sich nur solche Farbkomponenten, die bei gleichem prozentualen Farbanteil im Mischlicht auch mit gleichem Gewicht zur Unterscheidung beitragen. Diese Bedingung ist aber für Spektralfarben mit Intensitäten nahe der Wahrnehmungsschwelle nicht mehr erfüllt.

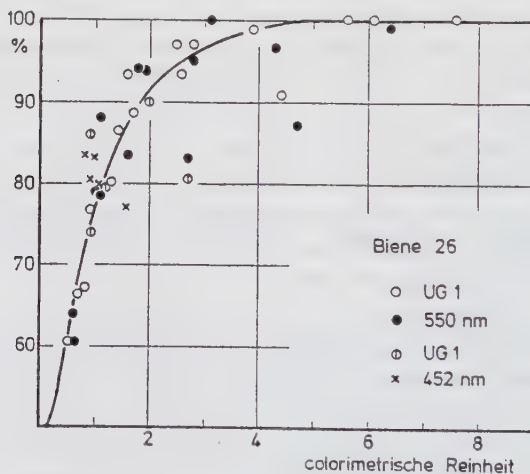


Abb. 25. Wahlhäufigkeit als Funktion der colorimetrischen Reinheit der Vergleichslichter. Die Punkte ○, ● entsprechen Meßpunkten der Abb. 13 und 14. Die Punkte ⊙, × sind Meßwerte, aus denen nach Interpolation die Intensitätskennlinien der Abb. 22 gewonnen wurden. Die Kurve ist keine Mittelwertskurve der Punkteschar, sondern stellt eine Transformation der allgemeinen Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve dar. Näheres hierzu im Text.

Die in Abb. 25 dargestellte Kurve ist keine von Hand eingezeichnete Mittelwertskurve der Punkteschar, sondern

wurde aus der allgemeinen Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve (Abb. 18) abgeleitet. Dabei wurde von folgender Überlegung ausgegangen: Die Wahlhäufigkeit als Funktion der colorimetrischen Reinheit und die allgemeine Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve zeigen im Grunde genommen dasselbe, nämlich die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit vom Farbanteil der Vergleichsfarbe. Im einen Fall wird der Farbanteil durch die colorimetrische Reinheit ausgedrückt, im anderen Fall durch die relative Intensität der zu Weiß gemischten Spektralfarbe. Der Unterschied zwischen diesen beiden Möglichkeiten, den Anteil der Spektralfarbe im Vergleichslicht wiederzugeben, ist, daß in die colorimetrischen Reinheit die spektrale Empfindlichkeit eingeht und daß diese Angabe nicht von der Gesamtintensität der Vergleichslichter abhängt.

Bei der Berechnung der Kurve, die in Abb. 25 die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der colorimetrischen Reinheit wiedergibt (Farbreinheits- Abhängigkeits- Kurve), wurde folgendermaßen vorgegangen: Durch einen bei Biene 26 ermittelten Meßpunkt, welcher die Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der relativen Intensität der zu Weiß gemischten Spektralfarbe wiedergibt (solche Meßpunkte - allerdings bei einer anderen Biene ermittelt - sind in Abb. 19 dargestellt), wurde die allgemeine Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve (Abb. 18) gelegt. Es wurde nun nicht lediglich die "Schwellenintensität" für 75 % Wahlhäufigkeit ermittelt, sondern in Ein- Prozent- Schritten für jede Wahlhäufigkeit zwischen 50 % und 100 % die entsprechende Intensität abgelesen. Aus diesen Intensitätswerten und der gegebenen, konstanten Intensität der Weißkomponente ließ sich dann für jede Wahlhäufigkeit ein colorimetrischer Reinheits- Wert berechnen und eine Kurve erstellen, welche die Wahlhäufigkeit als Funktion der colorimetrischen Reinheit der Vergleichslichter zeigt. Diese Kurve ist in Abb. 25 eingezeichnet.

Der Verlauf der Farbreinheits- Abhängigkeits- Kurve ist sigmoid (Die Kurve biegt bei etwa 53 % Wahlhäufigkeit nach links ab und endet im Koordinatenursprung). Ihre Übereinstimmung mit den Meßpunkten ist recht gut.

Aus Abb. 25 wird deutlich, daß die Wahlhäufigkeit nur von der colorimetrischen Reinheit der Vergleichslichter abhängt. Eine Abhängigkeit der Wahlhäufigkeit von der Wellenlänge der zu Weiß gemischten Farbe kann nicht festgestellt werden.

Aus diesem Grund war auch beliebig, welcher Meßpunkt als Referenz für die Transformation der allgemeinen Intensitäts- Abhängigkeits- Kurve in die Farbreinheits- Abhängigkeits- Kurve gewählt wurde: Weil die Farbreinheits- Abhängigkeits- Kurve wellenlängenunabhängig ist, kann von jedem Meßpunkt dieselbe Kurve ermittelt werden. Dies wurde durch Berechnungen der Farbreinheits- Abhängigkeits- Funktion, bei denen andere Meßpunkte als Referenz gewählt wurden, bestätigt.

3.3. Die relative Reizwirksamkeit der Spektralfarben

Die bisher vorgestellten Ergebnisse beziehen sich auf einige wenige Wellenlängen. Wenn nun für jede Wellenlänge des für Bienen sichtbaren Spektrums gilt, daß der Anteil an Spektrallicht im Vergleichslicht, der notwendig ist, damit die Bienen das Vergleichslicht gerade von Weiß unterscheiden, allein von der spektralen Empfindlichkeit der Bienen abhängt, sollten relative Reizwirksamkeitskurven in ihrem Verlauf mit der spektralen Empfindlichkeitskurve übereinstimmen.

Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden bei mehreren Bienen die spektrale Empfindlichkeit und die relative Reizwirksamkeit von Spektralfarben nach Zumischung von Weiß gemessen.

Insgesamt wurden 12 spektrale Kurven ermittelt, davon 3 spektrale Empfindlichkeitskurven. Parameter der übrigen spektralen Kurven war die jeweils konstante Intensität des Weiß, zu dem die Spektralfarben gemischt wurden. Die Weißintensitäten waren auf die relativen Werte 490 (1 Kurve), 1000 (3 Kurven), 2000 (4 Kurven) und 4000 (1 Kurve) eingestellt.

Die 3 spektralen Empfindlichkeitskurven und die Reizwirksamkeitskurven, die bei derselben Weißintensität gewonnen wurden, wurden jeweils zu einer gemittelten Kurve zusammengefaßt.

Diese gemittelten Kurven sind in Abb. 26 dargestellt.

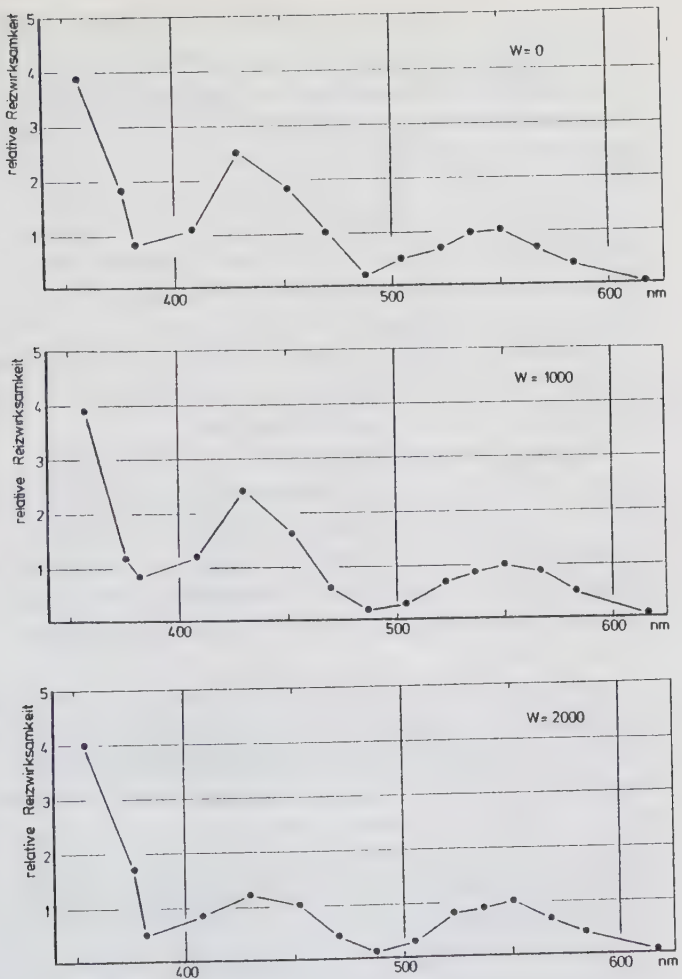


Abb. 26. Relative Reizwirksamkeit der Spektralfarben. Die einzelnen Kurven wurden aus Ergebnissen, die bei verschiedenen Bienen gewonnen wurden, gemittelt. Die Ordinate gibt den Kehrwert der 75 %- Schwellenintensitäten wieder. Die Kurven sind jeweils bei 550 nm auf den Wert eins normiert. In absoluten Einheiten würde die Kurve "W = 0" um den Faktor 8 und die Kurve "W = 1000" um den Faktor 1,7 höher als die Kurve "W = 2000" liegen. Die Kurve "W = 0" ist die spektrale Empfindlichkeitskurve. Bei den Messungen, die den anderen beiden Kurven zugrunde lagen, wurden die Spektrallichter zu Weiß einer jeweils konstanten Intensität von 1000 bzw. 2000 rel. Einheiten zugemischt.

Sie sind bei der Wellenlänge 550 nm jeweils auf den Wert eins normiert. Alle drei Kurven sind zweigipfelig. Die Maxima liegen bei den Wellenlängen 429 nm und 550 nm. Soweit Meßpunkte im ultravioletten Bereich vorliegen,⁺⁾ steigen die spektralen Kurven zu einem dritten Maximum an.

Die spektrale Empfindlichkeitskurve und die relative Reizwirksamkeitskurve " $W = 1000$ " stimmen zusätzlich in der relativen Höhe der Gipfel überein. Das Verhältnis der Maxima ist bei beiden Kurven 357,5 nm : 430 nm : 550 nm = 3,9 : 2,4 : 1. Die spektrale Empfindlichkeitskurve und die relative Reizwirksamkeitskurve " $W = 1000$ " stimmen also in ihrem Verlauf überein.

Bei sehr hohen Intensitäten der Lichter ($W = 2000$) wird allerdings die Unterscheidung zwischen Vergleichslicht und Weißlicht nicht mehr allein durch die spektrale Empfindlichkeit, sondern durch weitere Faktoren bestimmt: Der Blaugipfel ist nur noch etwa gleich hoch wie der Grüngipfel (Verhältnis der Maxima Blau : Grün = 1,2 : 1).

Bei einer Biene (Biene 58) liegen noch Ergebnisse über Reizwirksamkeitskurven " $W = 490$ " und " $W = 4000$ " vor (Abb. 27). Die Reizwirksamkeitskurve " $W = 490$ " hat denselben Verlauf wie die spektrale Empfindlichkeitskurve. Bei der Reizwirksamkeitskurve " $W = 4000$ " fällt dagegen der Blaugipfel wieder deutlich niedriger aus. Damit fügen diese Einzelergebnisse sich in den Rahmen der Gesamtergebnisse ein.

Die relative Reizwirksamkeitskurve " $W = 1000$ " zeigt den gleichen Spektralgang wie die spektrale Empfindlichkeitskurve. Dies bedeutet daß alle Vergleichslichter, die mit einer konstanten Wahlhäufigkeit von Weiß unterschieden werden, helligkeitsgleiche Farbanteile besitzen. Um dies zu verdeutlichen, wurde für eine Weißintensität von $W = 1000$ ermittelt, wie groß der Farb-

⁺⁾ Aus technischen Gründen gelang es nicht, Messungen für Wellenlängen < 357 nm durchzuführen.

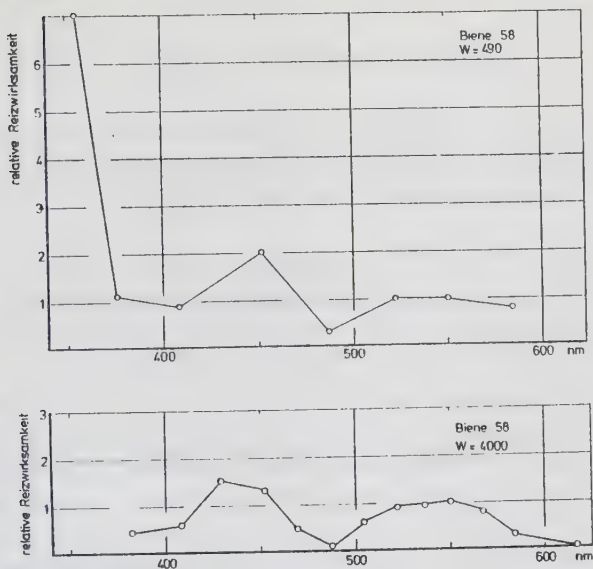


Abb. 27. Die relative Reizwirksamkeit von Spektralfarben. Die Bezeichnungen "W = 490" und "W = 4000" bedeuten, welche Intensität die Weißkomponente im Vergleichslicht hatte.

anteil sein muß, damit die Bienen die Vergleichslichter mit einer Wahlhäufigkeit von 75 % vom Dressurweiß unterschieden. Die Berechnung der hellkeitsnormierten Farbanteile wurde für die einzelnen Bienen zunächst getrennt vorgenommen. Anschließend wurde wieder der Mittelwert gebildet.

In Abb. 28 sind für eine Wahlhäufigkeit von 75 % die Farbanteile der Vergleichslichter (ausgedrückt als die colorimetrische Reinheit der Vergleichsfarben) gegen die Wellenlänge aufgetragen. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichung wieder. Da jedem Mittelwertspunkt nur drei Messungen zugrunde liegen, geben die Standard-

abweichungen ungefähr die Grenzwerte der Einzelmessungen an.

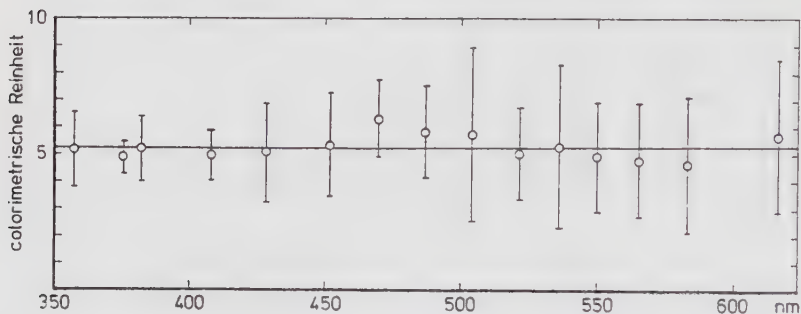


Abb. 28. Die colorimetrische Reinheit der Vergleichslichter als Funktion der Wellenlänge. Die Wahlhäufigkeit betrug konstant 75 %. Die Regressionsgerade verläuft fast abszissenparallel. Die Funktion ist wellenlängenunabhängig. Dies bedeutet, daß alle Vergleichsfarben, die gleich gut von Weiß unterschieden werden, einen helligkeitsgleichen Farbanteil besitzen.

Es wurde die Regressionsgerade, die durch die Punkteschar verläuft, berechnet und in Abb. 28 eingezeichnet. Sie verläuft nahezu abszissenparallel. Eine Abhängigkeit der Werte von der Wellenlänge kann nicht festgestellt werden: Alle Farben, die von den Bienen mit 75 % Wahlhäufigkeit von Weiß unterschieden werden, besitzen demnach helligkeitsgleiche Farbanteile. Dies bedeutet, daß für die Bienen alle Spektralfarben die gleiche "Färbekraft" besitzen, daß die Sättigung der Spektralfarben (= Weißverhüllung der Spektralfarben) wellenlängenunabhängig ist.

4. Diskussion

4.1. Zur spektralen Empfindlichkeit der Bienen

Die Intensitätskennlinien des Sättigungssehens verlaufen in einem mittleren Bereich linear und biegen bei tieferen Intensitätswerten abszissenparallel ab (Beispiel: Abb. 20).⁺)

Bei den weniger hell eingestellten Lichtern hängt also die Unterscheidung zwischen Weiß und mit Weiß verhüllten Spektralfarben nicht mehr allein vom prozentualen Farbanteil ab, sondern der Farbanteil trug - relativ gesehen - immer weniger zur Unterscheidung bei.

Es liegt nahe, dieses Abbiegen der Kennlinien durch den Einfluß der absoluten Wahrnehmungsschwelle auf die Unterscheidung zu erklären. Die Farbkomponente im Vergleichslicht hatte eine so geringe Intensität, daß sie zur Unterscheidung kaum noch beitrug. Im Extremfall schließlich würde ein Farbanteil, dessen Intensität unter der Wahrnehmungsschwelle liegt, zur Unterscheidung zwischen beiden Lichtern überhaupt nichts mehr beitragen.

Unabhängig von der Intensität der Weißkomponente muß also die Farbkomponente eine Mindestintensität überschritten haben, damit Dressurlicht und Vergleichslicht unterschieden werden können. Der Verlauf der Intensitätskennlinien ist nun leicht verständlich: Die Funktion nimmt bei Verringerung der Weißintensität solange linear ab, bis die Wahrnehmungsschwelle für die Spektralfarbe erreicht ist. Bei weiterer Verminderung der Weißkomponente bleibt die an Farbe benötigte Intensität konstant also biegt die Gerade zur Ordinate hin ab.

Daß die Gerade nicht in einem scharfen Knick abbiegt, sondern nur allmählich in einen abszissenparallelen

⁺) Daß die Kennlinien auch bei sehr hohen Intensitäten abbiegen, kann für die folgende Betrachtung außer acht gelassen werden. Dies wird weiter unten diskutiert (vergl. 4.4.).

Verlauf übergeht, liegt daran, daß es unmöglich ist, echte Wahrnehmungsschwellen zu bestimmen (CORNISWEET, 1970). Denn der Übergang von der Fähigkeit, eine Farbe zu erkennen, zum Unvermögen, dies zu tun, verläuft nicht sprunghaft, sondern kontinuierlich. Als Wahrnehmungsschwelle wird deshalb die Intensität bei einer bestimmten Wahlhäufigkeit, z.B. 75 %, definiert.

Der Kehrwert der benötigten Mindestintensität ist nun gerade das Maß für die Empfindlichkeit. Da der Verlauf der Intensitätskennlinien im Bereich des Schnittpunkts mit der Ordinate in den meisten Fällen nahezu abszissenparallel erfolgte, geben die Kehrwerte der Ordinatenabschnitte längs der Wellenlängenskala aufgetragen, die spektrale Empfindlichkeit wieder.

Die Meßpunkte auf der Ordinate wurden gewonnen, indem den Bienen eine unbeleuchtete und eine mit Spektrallicht beleuchtete Mattscheibe angeboten wurde und jeweils die Intensität für 75 % Wahlhäufigkeit ermittelt wurde. Die Reizwirksamkeitskurve " $W = 0$ " stellt somit die spektrale Empfindlichkeit dar.

Die spektrale Empfindlichkeit der Bienen wurde bereits von v.HELVERSEN (1972) und von DAUMER (1956) ermittelt. Die Messungen v.HELVERSENS erstreckten sich in den kurzwelligen Bereich bis 311 nm. v.HELVERSEN konnte dadurch den UV- Gipfel genau erfassen.

Die Maxima der spektralen Empfindlichkeit liegen bei den Wellenlängen 345nm, 440 nm und 550 nm (v.HELVERSEN, 1972). Während die Lage dieser Maxima längs der Wellenlängenskala unabhängig von der Meßmethode recht konstant ist und mit den Empfindlichkeitskurven der drei Rezeptortypen übereinstimmt (AUFTRUM und v.ZWEHL, 1962, 1964; MENZEL und BLAKERS, 1976), zeigen sich dagegen beträchtliche Unterschiede in den relativen Höhen dieser Maxima (v. HELVERSEN, 1972; DAUMER, 1956; KAISER et al., 1977).

Diese Unterschiede betreffen besonders stark den UV- Gipfel. Sie lassen sich nicht allein auf die unterschiedliche Angabe der Gipfelwellenlänge zurückführen.

Vielmehr liegen die Ursachen dafür sicher in den unterschiedlichen Meßmethoden (KAISER et al., 1977). Sie können aber auch noch auf unterschiedliche Randbedingungen bei der Durchführung der Experimente (Adaptationszustand der Bienen, spektrale Zusammensetzung der Raumbeleuchtung usw.) und auf bienenindividuelle Unterschiede zurückgeführt werden.

Wie stark die Maxima in ihrer relativen Höhe variieren, kann man erkennen, wenn die Empfindlichkeiten unter denselben Bedingungen mehrmals gemessen werden.

Für die Wellenlängen 357,5 nm, 452 nm und 550 nm, die etwa den Gipfelwellenlängen entsprechen, gelang dieser Vergleich bei einer Reihe von Bienen.

Tab. 3. Relative Empfindlichkeit der Bienen bei den Wellenlängen 357,5 nm, 452 nm und 550 nm.

Biene Nr.	rel. Empfindlichkeit bei den Wellenlängen				
	357,5 nm	:	452 nm	:	550 nm
5	22,1	:	1,6	:	1
9a	5,0	:	3,6	:	1
9b	5,9	:	3,6	:	1
21	3,5	:	1,8	:	1
24a	4,5	:	2,4	:	1
24b	6,2	:	2,2	:	1
26a	4,5	:	3,1	:	1
26b	4,4	:	3,2	:	1
58	5,3	:	1,9	:	1

Bei einigen Bienen wurde die Empfindlichkeit mehrmals gemessen (a, b). Die absolute Empfindlichkeit bei 550 nm variierte zwischen $1,255 \cdot 10^{13}$ Quanten/cm², s und $1,379 \cdot 10^{12}$ Quanten/cm², s (Faktor 9).

Die Ergebnisse sind in Tab. 3 zusammengefaßt: Die Abweichungen in der relativen Empfindlichkeit bei den angegebenen Wellenlängen sind zT. groß. Eine extrem hohe UV- Empfindlichkeit zeigt Biene 5. Läßt man dieses Ergebnis außer acht, verhalten sich die Empfindlichkeiten bei den Wellenlängen 357,5 nm : 452 nm : 550 nm im Mittel wie 4,9 : 2,8 : 1.

Zugleich zeigen aber die Ergebnisse v.HELVERSENS (1972) und das für Biene 5 ermittelte Ergebnis, daß der UV- Gipfel in seiner relativen Höhe recht stark variieren kann.

4.2. Zum Sättigungssehen der Bienen

Die Sättigung der Spektralfarben ist bei der Biene wellenlängenunabhängig. Wie ist dieses Ergebnis im Vergleich zum Farbensehen anderer Tiere und insbesondere im Vergleich zum Farbensehen des Menschen zu sehen?

Entsprechende Versuche beim Menschen wurden zuerst bei PURDY (1930) durchgeführt. Er mischte zu einem Weißlicht solange ein Spektrallicht, bis ein Beobachter eben einen Farbton feststellen konnte. Die Helligkeit des Weißlichtes wurde dabei jeweils um die Helligkeit des zugemischten Spektrallichtes vermindert, sodaß die Vergleichslichter stets untereinander gleich hell und auch gleich hell wie ein konstantes Vergleichsweiß waren (Dieses Verfahren verhindert eine Verfälschung der Ergebnisse durch Helligkeitsunterschiede).

Von den Lichtern, die der Beobachter gerade vom Weißlicht unterscheiden konnte, berechnete PURDY die helligkeitsnormierten Farbanteile. Trägt man die Kehrwerte dieser Farbanteile gegen die Wellenlänge auf, erhält man die spektrale "Sättigungsfunktion" +).

+) Im angelsächsischen Sprachbereich werden für diese Funktion folgende Bezeichnungen gebraucht: saturation threshold, spectral saturation curves, spectral saturation discrimination, purity discrimination.

Dieser farbmetrisch objektivierter Begriff der Sättigung gibt natürlich, wie weiter unten besprochen, nicht direkt die subjektive Sättigungsempfindung wieder. Aber er ist ein naheliegendes Maß zur Beurteilung der "Färbekraft" der verschiedenen Spektralfarben.

Für das menschliche Farbensehen ergibt sich nun im Gegensatz zum Farbensehen der Bienen als "Sättigungsfunktion" keine Parallele zur Abszisse, sondern eine Kurve mit einem ausgeprägten Minimum. Dieses liegt etwa bei 565 nm (Abb. 29).

Solche und ähnliche Untersuchungen über das Farbensehen des Menschen wurden auch von WRIGHT und PITT (1937), NELSON (1937), PRIEST und BRICKWEDDE (1938), GRETHER (1941) und CHAPANIS (1944) durchgeführt. Alle Ergebnisse zeigen bis auf geringfügige Unterschiede denselben Kurvenverlauf und entsprechen dem Ergebnis PURDYS.

Farbmischversuche zur Untersuchung des Sättigungsehens bei Affen wurden mit Schimpansen (GRETHER, 1944), mit Totenkopffaffen (deVALOIS und MORGAN, 1974) und mit Javaneraffen (deVALOIS und JACOBS, 1968; deVALOIS et al., 1974) durchgeführt. Alle Ergebnisse entsprechen den Untersuchungen beim Menschen (Abb. 29). Das Minimum lediglich bei verschiedenen Wellenlängen. Dieser Unterschied ließ sich durch die unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeitskurven der Rezeptoren bei den verschiedenen Arten erklären.

Die beim Javaneraffen in verhaltensphysiologischen Experimenten gefundenen Ergebnisse stimmen mit elektro-physiologisch gemessenen Befunden gut überein. deVALOIS und MARROCCO (1973) zeigten, daß die Spikefrequenz von Neuronen des Geniculatum laterale von der colorimetrischen Reinheit der dargebotenen Farbreize abhing. Der für eine konstante Spikefrequenz ermittelte Spektralgang zeigte den gleichen Verlauf wie die in Verhaltensversuchen gefundene "Sättigungsfunktion". Farbmischversuche beim Goldfisch ergaben für die spektrale

Sättigung ebenfalls eine Kurve mit stark ausgeprägtem Minimum. Die Lage des Minimums hing dabei zusätzlich vom Farbton des Adaptationslichtes ab: längerwelliges Raumlicht verschob das Minimum zu kürzeren Wellenlängen, kurzwelliges Raumlicht verschob es zu längeren Wellenlängen (YAGER, 1967, 1974).

Die Messungen der spektralen "Sättigungsfunktion" zeigten also bei allen untersuchten Wirbeltieren prinzipiell ähnliche Ergebnisse. Im Gegensatz dazu besitzen alle Farben, die von Bienen gleich gut von Weiß unterschieden werden, denselben hellkeitsnormierten Farbanteil: die spektrale "Sättigungsfunktion" ist wellenlängenunabhängig (Abb. 29). Zwischen der "Sättigungs-

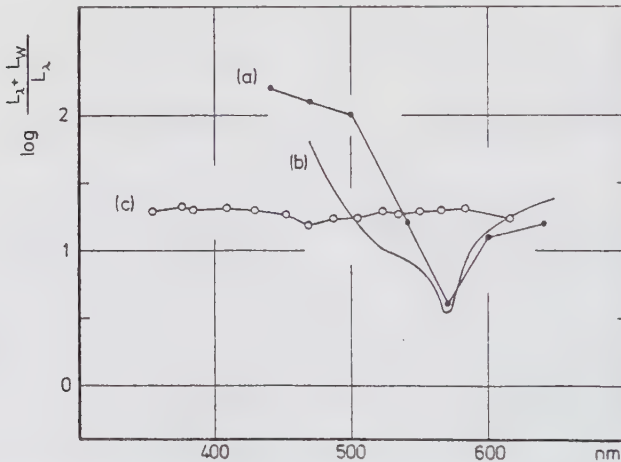


Abb. 29. Vergleich der spektralen Sättigungsfunktion beim Javaneraffen (a), beim Menschen (b) und bei der Biene (c). Auf der Ordinate ist als Maß für die Sättigung der Kehrwert des - für eine konstante Wahlhäufigkeit - benötigten hellkeitsnormierten Farbanteils der Vergleichslichter aufgetragen. Die Kurve a wurde von deVALOIS et al. (1974) gemessen, Kurve b von PURDY (1930).

funktion des Menschen und der der Biene besteht also ein entscheidender qualitativer Unterschied. Dies läßt die Vermutung zu, daß das Sättigungssehen der Bienen anders als beim Menschen organisiert ist und die Spektralfarben der Bienen gleich gesättigt erscheinen.

Wie eingangs erwähnt, kann "Sättigung" nicht nur als eine farbmetrische Größe, wie in dieser Arbeit, angesehen werden, sondern auch als eine farbpsychologische Größe, die etwas über Farbempfindungen aussagt.

Wie HEMMINGER (1974) und EBENHÖH (1976) betonten, muß nun zwischen einer (Farb)- Reiz- Metrik und einer (Farb)- Empfindungs- Metrik streng unterschieden werden. Dies bedeutet, daß es prinzipiell nicht möglich ist, von reizmetrisch gewonnenen Ergebnissen auf Farbempfindungen zu schließen.

Deshalb ist auch leicht verständlich, daß die farbpsychologisch gefundenen Sättigungswerte (HEMMINGER, 1974) von den in reizmetrischen Untersuchungen gefundenen Werten beträchtlich abweichen.

Ja selbst bei farbpsychologischen Messungen hängen die Ergebnisse über das Sättigungssehen des Menschen entscheidend davon ab, wie "Sättigung" im einzelnen definiert ist und welche Frageprozedur durchgeführt wird (GALIFRET, 1959; ONLEY et al., 1963; INDOW, 1966; INDOW und STEVENS, 1966; PANEK und STEVENS, 1966). Auch die Helligkeit eines Umfeldes (PITT und WINTER, 1964; VALBERG, 1975) und die Größe des Testfeldes (GUIRARO MATTIELLO, 1974) beeinflussen die Sättigungsempfindung.

4.3. Zum Weißproblem beim Farbsehen der Bienen

Alle früher gefundenen Unterschiede zwischen dem Farbsehen der Biene und dem des Menschen lassen sich im wesentlichen auf die unterschiedlichen Rezeptorcharakteristiken zurückführen. Dies trifft für den Unterschied in der spektralen Sättigung nicht zu. Daraus ergibt

sich die folgende Frage: Gibt es beim Farbensehen der Biene wie beim Farbensehen des Menschen getrennte Ausgangskanäle, nämlich solche für die Buntempfindungen und einen für die Neutralempfindung.

Diese Frage ist eng verknüpft mit dem Problem, ob Sättigung überhaupt ein eigener Farbparameter beim Farbensehen der Bienen ist.

Beide Fragen sind bisher ungelöst. Alle bisherigen Ergebnisse über das Farbensehen der Bienen lassen sich im Prinzip durch einfache Verschaltung der drei Eingangskanäle erklären. Es besteht keine zwingende Notwendigkeit, einen eigenen Kanal für die Neutralempfindung zu fordern.

Auch die Versuche DAUMERS (1956, 1958, 1963) beweisen nicht schlüssig, daß beim Farbensinn der Bienen eine Farbqualität "Weiß" existiert. DAUMER konnte zwar Spektralfarbenpaare finden, die, im richtigen Verhältnis gemischt, alle denselben Farbreiz darstellten. Ähnliche Ergebnisse lassen sich aber für jeden Farbreiz innerhalb des Farbdreieckes gewinnen. Welchem aller dieser Farbreize aber die Farbqualität "Weiß" im Sinne einer Neutralempfindung zugeordnet werden kann, bleibt offen.

Zum Weißproblem beim Farbensinn der Biene lassen sich bisher lediglich Plausibilitätsbetrachtungen anstellen. Solche grundsätzlichen Überlegungen zum Weißproblem sind bei v.HOLST (1957) und bei HASSENSTEIN (1968) beschrieben.

v.HOLST geht das Problem von der Farbkonstanz an. Wie können Farben unabhängig von der Beleuchtung wiedererkannt werden? Um dies zu ermöglichen, könnte ein Mechanismus bestehen, welcher alle Farben um die Farbe der Beleuchtung kompensiert. Damit nun anstelle der unerwünschten Farbe nicht einfach ein Nichts tritt - ein Gegenstand mit der Farbe der Beleuchtung wäre dann nur schwer wahrnehmbar - wird der betreffende Gegenstand mit einer eigenen, "neutralen" Farbe belegt.

Nach Ansätzen von MAZOKHIN - POSHNJAKOV (1966) wurde die Farbkonstanz bei Bienen von NEUMEYER (in Vorb.)

nachgewiesen. Allerdings ist die von v.HOLST beschriebene Methode nicht die einzig mögliche, um Farbkonstanz zu gewährleisten. Deshalb kann von der Erscheinung der Farbkonstanz nicht geschlossen werden, daß bei der Biene die Farbqualität "Weiß" existiert.

HASSENSTEIN (1968) geht in seinen Überlegungen zum Weißproblem vom Gegenfarbenprinzip aus. Welche Farbe soll ein Gegenstand besitzen, wenn sich die Gegenempfindungen (ROT- GRÜN, bzw. GELB- BLAU) gerade aufheben? Um hier Fehldeutungen des Farbsystems zu vermeiden, wäre es ebenfalls sinnvoll, den betrachteten Gegenstand mit einer neuen Empfindungsqualität zu belegen.

Ob das Farbsystem der Biene nach dem Gegenfarbenprinzip arbeitet, ist noch völlig offen. KIEN und MENZEL (1977) fanden im Lobus opticus der Bienen Zellen, die Eingänge von allen drei Rezeptortypen vermuten lassen, sowie Neurone, deren Rezeptoreingänge gegensinnig verschaltet waren. Diese Zelltypen ähneln in gewisser Weise den "non- opponent"- bzw. "opponent"- Zellen des Geniculatum laterale der Primaten (deVALOIS et al., 1966) Doch sind die Verhältnisse im Lobus opticus im Vergleich zum Geniculatum weit komplizierter. Die Funktion dieser Neurone im Lobus opticus ist noch unklar. Auch fehlt ihnen eine Feld- Umfeld- Beziehung, wie man sie bei den "opponent"- Zellen des Geniculatum findet. Um ein Gegenfarbenprinzip beim Farbensinn der Bienen, nachzuweisen, sind weiter Untersuchungen notwendig

4.4. Die Reizwirksamkeit von Spektrallichtern hoher Intensität

Bei den Reizwirksamkeitskurven " $W = 2000$ " und " $W = 4000$ " ist der Blaugipfel nur noch etwa gleich hoch wie der Grüngipfel. Diese Verminderung der Reizwirksamkeit im Blaubereich äußert sich in zwei weiteren Punkten:

1. Die Intensitätskennlinien des Sättigungssehens ver-

liefen für Lichter aus dem Blaubereich ab einer oberen Intensitätsgrenze nicht mehr linear, sondern bogen steil

nach oben ab (Abb. 24).

2. Der für eine konstante Wahlhäufigkeit benötigte Helligkeitsnormierte Farbanteil ist bei Lichtern sehr hoher Intensität nicht gleich. Im Blaubereich werden vielmehr weit höhere Farbanteile benötigt als im Grünbereich (t -Test, $p \leq 0,01$). Im Grünbereich dagegen blieb der benötigte Farbanteil gegenüber Intensitätssteigerung invariant.

Dies ist keine Folge der Normierung der Reizwirksamkeitskurven. Grundlage für die Berechnung des Helligkeitsnormierten Farbanteils war jeweils die "Schwellenintensität" für 75 % Wahlhäufigkeit. Diese Intensität war aber bei den einzelnen Bienen verschieden. Somit waren auch die Farbanteile, die benötigt wurden, damit die Bienen Weißlicht und Vergleichslicht zu 75 % unterscheiden, bei den einzelnen Bienen verschieden.

Die Reizwirksamkeitskurven " $W = 2000$ " bzw. " $W = 4000$ " können nun nicht mit der Reizwirksamkeitskurve " $W = 1000$ " oder mit der spektralen Empfindlichkeitskurve verglichen werden. Die Lichter auf den Mattscheiben waren hier so hell eingestellt, daß sie sogar die Intensität der Raumbelichtung übertrafen.

Die Raumhelligkeit war in Höhe der Mattscheiben auf 120 Lux eingestellt. Eine Weißintensität von $W = 2000$ entsprach 180 Lux, eine Intensität von $W = 4000$ entsprach 360 Lux. Dieser Helligkeitsunterschied zwischen dem Licht der Mattscheiben und dem Raumlicht wird noch größer, wenn man den hohen UV-Anteil des Xenonlichtes und die hohe UV-Empfindlichkeit der Bienen berücksichtigt.

Die hohe Intensität der von den Mattscheiben abgestrahlten Lichter wirkte sich auch auf das Verhalten der Bienen aus. Diese zeigten beim Anflug auf die Mattscheiben öfters einen Licht-Rücken-Reflex. Dieses Verhalten beobachteten auch MENZEL (1967) und v.HELVERSEN (1972) regelmäßig beim Versuch, Bienen auf Mattscheiben mit UV-Licht hoher Intensität zu dressieren.

Daß die Blau-Lichter bei hohen Intensitäten in ihrer relativen Reizwirksamkeit abnehmen, ist also voraussichtlich weniger ein Phänomen des Sättigungssehens,

sondern auf Adaptationsprozesse zurückzuführen. Dies ist leicht zu deuten: Der Rezeptortyp, der zusätzlich zum Weiß noch von der Spektralfarbe gereizt wird, gerät am stärksten in den Sättigungsbereich seiner eigenen Intensitäts- Kennlinie. Dies trifft natürlich im Prinzip für alle drei Rezeptortypen zu. Aber es könnte sein, daß von den Rezeptortypen der Blaurezeptor derjenige ist, der am schnellsten in den Sättigungsbereich gerät.

Wie die Adaptationsvorgänge erfolgen ist allerdings noch völlig unklar. Eine Adaptation infolge einer Bleichung der Rezeptoren ist relativ unwahrscheinlich (HAM-DORF und SCHWEMER, 1975). Als mögliche Adaptationsmechanismen kommen dann intensitätsabhängige Membranänderungen in den Rezeptoren oder neuronale Wechselwirkungen in Frage.

Anhang I

Einstellung der Lichter auf gleiche Helligkeit

Bei allen Versuchen wurden den Bienen zwei Lichter zur Unterscheidung angeboten: das Dressurlicht "Weiß" (D) und ein Vergleichslicht (V), das aus einer Weißkomponente (W) und einer Farbkomponente (F) zusammengesetzt war. Die Überlegungen zur Helligkeitsgleichen Einstellung der Lichter entspricht einer Berechnung der Intensitäten in "Bienen- Lux".

Folgende Annahmen wurden gemacht:

1. Die Helligkeit ist der Intensität der Lichter und der Empfindlichkeit der Biene proportional.
2. Die Gesamthelligkeit eines Lichtes ergibt sich aus der Summe ihrer Komponenten.

Es sei: $I(\lambda)$: relative Quantenstromdichte der Xenonlampe (Abb. 5).

$S(\lambda)$: spektrale Empfindlichkeit der Selenzelle (Abb. 6).

$E(\lambda)$: spektrale Empfindlichkeit der Biene (v. HELVERSEN, 1972).

Z : Zeigerausschlag des Galvanometers

H : bienensubjektive Helligkeit einer Farbe

Für eine Spektralfarbe F betrage der Zeigerausschlag des Galvanometers $Z(F) = I(F) \cdot S(F)$.

Die Helligkeit dieser Farbe ergibt sich als

$$H(F) = I(F) \cdot E(F) \quad \text{oder}$$

$$H(F) = Z(F) \cdot \frac{E(F)}{S(F)} \quad (1)$$

Bei weißem Licht zeigt das Galvanometer einen Zeigerausschlag $Z(W) = \int I(\lambda) \cdot S(\lambda) d\lambda$.

Die Helligkeit von Weiß beträgt

$$H(D) \text{ bzw. } H(W) = \int I(\lambda) \cdot E(\lambda) d\lambda \quad \text{oder}$$

$$H(D) \text{ bzw. } H(W) = Z(W) \cdot \frac{\int I(\lambda) \cdot E(\lambda) d\lambda}{\int I(\lambda) \cdot S(\lambda) d\lambda} \quad (2)$$

Sind auf den Mattscheiben das Weißlicht und das Vergleichslicht gleich hell eingestellt, gilt

$$\begin{aligned} H(D) &= H(V) \\ &= H(W) + H(F) \end{aligned}$$

Nach Einsetzung der Gleichungen (1) und (2) und Umformung folgt

$$Z(D) = Z(W) + Z(F) \cdot \frac{E(F)}{S(F)} \cdot \frac{\int I(\lambda) \cdot S(\lambda) d\lambda}{\int I(\lambda) \cdot E(\lambda) d\lambda}$$

Die Integrale wurden zeichnerisch gelöst. Die Integrationsgrenzen ergaben sich aus dem für Bienen sichtbaren Wellenlängenbereich bzw. aus dem Meßbereich der Selenzelle.

Bei der Einstellung der Lichter wurde folgendermaßen vorgegangen:

1. Die Weißkomponente des Vergleichslichtes wurde vorgegeben und auf den Zeigerausschlag $Z(W)$ eingestellt.
2. Nach Ausblendung des Weißlichtes wurde die Farbkomponente auf den Wert $Z(F)$ eingestellt.
3. Der Zeigerausschlag für das Dressurweiß wurde auf den Wert $Z(D)$ eingestellt.

Anhang II

colorimetrische Reinheit

Ist ein Licht aus einem Weißlicht und einem Spektrallicht zusammengesetzt, berechnet sich die colorimetrische Reinheit p_c nach folgender Definition:

$$p_c = \frac{L(\lambda)}{L(\lambda) + L(W)}$$

Hierin bedeuten: $L(\lambda)$: die Beleuchtungsstärke eines Spektrallichtes der Wellenlänge
 $L(W)$: die Beleuchtungsstärke des Weißlichtes

Die Beleuchtungsstärke ist definiert als

$$\begin{aligned} L(\lambda) &= k \cdot I(\lambda) \cdot E(\lambda) \quad \text{bzw.} \\ L(W) &= k \cdot \int I(\lambda) E(\lambda) d\lambda \end{aligned}$$

Hierbei ist: k ein Proportionalitätsfaktor
 I die physikalisch gemessene Intensität
 E die spektrale Empfindlichkeit des Menschen (V_λ)

Die colorimetrische Reinheit läßt sich dann auch ausdrücken als

$$p_c = \frac{I(\lambda) \cdot E(\lambda)}{I(\lambda) E(\lambda) + \int I(\lambda) E(\lambda) d\lambda} \quad (3)$$

Für das Farbsehen der Bienen läßt sich die colorimetrische Reinheit analog definieren:

$$P = \frac{H(F)}{H(F) + H(W)}$$

oder nach Einsetzen der Gleichungen (1) und (2)

$$P = \frac{I(F) \cdot E(F)}{I(F) \cdot E(F) + \int I(\lambda) \cdot E(\lambda) d\lambda}$$

Dieser Ausdruck entspricht Gleichung (3). Nach Berücksichtigung der Selenzellenempfindlichkeit läßt sich die colorimetrische Reinheit direkt aus den Zeigerausschlägen des Galvanometers berechnen.

Die spektrale Empfindlichkeitskurve $E(\lambda)$ ist bei der Wellenlänge 550 nm auf den Wert eins normiert. Deshalb erfolgt auch die Angabe der colorimetrischen Reinheit in relativen Einheiten.

Literatur

- AUTRUM, H. J., ZWEHL, V. von: Zur spektralen Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Dohne (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. 46, 8 - 12 (1962)
- AUTRUM, H. J., ZWEHL, V. von: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z. vergl. Physiol. 48, 357 - 384 (1964).
- CHAPANIS, A.: Spectral saturation and its relation to color-vision defects. J. exp. Psychol. 34, 24 - 44 (1944)
- CORNSWEET, T. N.: Visual perception. Academic Press, New York and London (1970).
- DAUMER, K.: Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. Z. vergl. Physiol. 38, 413 - 478 (1956).
- DAUMER, K.: Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. Z. vergl. Physiol. 41, 49 - 110 (1958).
- DAUMER, K.: Kontrastempfindlichkeit der Bienen für "Weiß" verschiedenen UV- Gehalts. 46, 336 - 350 (1963).
- DeVALOIS, R. L., ABRAMOV, I. and JACOBS, G. H.: Analysis of response patterns of LGN cells. J. Opt. Soc. Am. 56, 966 - 977 (1966).
- DeVALOIS, R. L., MORGAN, H. C.: Psychophysical studies of monkey vision - II. squirrel monkey wavelength and saturation discrimination. Vision Res. 14, 69 - 73 (1974)
- DeVALOIS, R. L., MORGAN, H. C., POLSON, M. C., MEAD, W. R. and HULL, E. M.: Psychophysical studies of monkey vision - I. Macaque Luminosity and color vision tests. 14, 53 - 67 (1974).
- DeVALOIS, R. L., MARROCCO, R. T.: Single cells analysis of saturation discrimination in the macaque. 13, 701 - 711 (1973).
- DeVALOIS, R. L., JACOBS, G. H.: Primate color vision. Science. 162, 533 - 540 (1968).

- EBENHÖH, H.: Mathematische Beziehungen zwischen Farbreizen und Farbempfindungen. Dissertation, Freiburg i. Br. (1976).
- FRISCH, K.von: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb. allg. Zool. u. Physiol. 35, 1-- 182 (1915).
- GRETHER, W. F.: Spectral saturation curves for chimpanzee and man. J. exp. Psychol. 28, 419 - 427 (1941).
- GALIFRET, Y.: Les psychophysiques de la saturation chromatique. L'année psychol. 59, 35 - 46 (1959).
- GUIRAO, M., Mattiello, M. L. F. de: Saturation scales for surface colors. Vision Res. 14, 487 - 493 (1974).
- HAMDORF, K., SCHWEMER, J.: Photoregeneration and the adaptation process in insect photoreceptors. In: Snyder, A. W., Menzel, R. (Ed.): Photoreceptor optics. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1975).
- HASSENSTEIN, B.: Modellrechnung zur Datenverarbeitung beim Farbsehen des Menschen. Kybernetik. 4, 209 - 223 (1968).
- HENNINGER, H.: Zum Farbsehen des Menschen: Eine quantitative Darstellung der subjektiven Farbwahrnehmung normalsichtiger und anomaler Personen. Dissertation, Freiburg i. Br. (1974).
- HELVENSEN, O. von: Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. J. comp. Physiol. 80, 439 - 472 (1972).
- HOLST, E. von: Aktive Leistungen der menschlichen Gesichtswahrnehmung. Studium Generale 10, 231 - 243 (1957).
- INDOW, T.: Saturation scales for red. Vision Res. 7, 481 - 495 (1967).
- INDOW, T., STEVENS, S. S.: Scaling on saturation and hue. Percept. & Psychophys. 1, 253 - 271 (1966).
- KAISER, W., SEIDL, R., VOLLHAR, J.: The participation of all three colour receptors in the phototactic behaviour of fixed walking honeybees. J.comp.Physiol. 122, 27 - 44 (1977).

- KIEN, J., MENZEL, R.: Chromatic properties of interneurons in the optic lobes of the bee. I. Broad band neurons. J. comp. Physiol. 113, 17 - 34 (1977).
- KIEN, J., MENZEL, R.: Chromatic properties of interneurons in the optic lobes of the bee. II. Narrow band and colour opponent neurons. J. comp. Physiol. 113, 35 - 54 (1977).
- KÜHN, A.: Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen. Naturwissenschaften 12, 116 - 118 (1924).
- KÜHN, A.: Über den Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. 5, 762 - 800 (1927).
- KUNZE, P.: Untersuchungen des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. Z. vergl. Physiol. 44, 656 - 684 (1961).
- LABHART, T.: The discrimination of light intensities in the honey bee. In: Wehner, R. (Ed.): Information processing in the visual systems of arthropods. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1972).
- MAZOKHIN-POSHNJAKOV, G. A.: Recognition of coloured objects by insects. In: Bernhard, C. G. (Ed.): The functional organisation of the compound eye. Pergamon Press, Oxford (1966).
- MENZEL, R.: Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 56, 22 - 62 (1967).
- MENZEL, R., BLAKERS, M.: Colour receptors in the bee eye - Morphology and spectral sensitivity. J. comp. Physiol. 108, 11 - 33 (1976).
- NEUMEYER, CHR.: Über den simultanen Farbkontrast der Honigbiene. Dissertation, Freiburg i. Br. (1975).
- NELSON, J. H.: The colour-vision characteristics of a trichromat, part 2. Proc. Phys. Soc. Lond. 49, 332 - 337 (1937).
- ONLEY, J. W., KLINGBERG, C. L., DAINOFF, M. J. and ROLLMAN, G. B.: Quantitative estimates of saturation. J. Opt. Soc. Am. 53, 487 - 493 (1963).

- PANEK, D. W., STEVENS, S. S.: Saturation of red: a prothetic continuum. *Percept. & Psychophys.* 1, 59 - 66 (1966).
- PITT, I. T., WINTER, I. M.: Effect of surround on perceived saturation. *J. Opt. Soc. Am.* 64, 1328 - 1331 (1974).
- PRIEST, D. G., BRICKWEDDE, F. W.: The minimum perceptible colorimetric purity as a function of dominant wavelength. *J. Opt. Soc. Am.* 28, 133 - 139 (1938).
- PURDY, D. M.: On the saturation and chromatic thresholds of the spectral colours. *Brit. J. Psychol.* 21, 283 - 313 (1931).
- VALBERG, A.: Light adaptation and the saturation of colours. *Vision. Res.* 15, 401 - 404 (1975).
- WOLF, E.: The visual intensity discrimination of the honey bee. *J. gen. Physiol.* 16, 407 - 422 (1933).
- WRIGHT, W. D., PITT, F. H. G.: The saturation discrimination of two trichromates. *Proc. Phys. Soc. Lond.* 49, 329 - 331 (1937).
- YAGER, D.: Behavioral measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation in the goldfish. *Carassius auratus*. *Vision. Res.* 7, 707 - 727 (1967).
- YAGER, D.: Effects of chromatic adaptation on saturation discrimination in goldfish. *Vision Res.* 14, 1089 - 1094 (1974).

Danksagung

Für die Überlassung des Themas, die Betreuung der Arbeit und seine ständige Hilfsbereitschaft danke ich meinem wissenschaftlichen Lehrer, Herrn Doz. Dr. O. v. Helversen sehr herzlich.

Besonderer Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. B. Hassenstein für seine Unterstützung und sein Interesse an der Arbeit.

Für die vielen kritischen und anregenden Diskussionen bin ich Herrn Dr. W. Edrich, Herrn Dr. H. Ebenhöf, Herrn Dr. H.- J. Hemminger, Fräulein Dr. Chr. Neumeyer, Herrn Dr. B. Ronacher sowie vielen anderen Mitarbeitern des Instituts für Biologie I und III zu Dank verpflichtet.

Herrn Mechanikermeister L. Kaltenbach und seinen Mitarbeitern danke ich für den Umbau der Versuchsanordnung.

Nicht zuletzt möchte ich auch meiner Frau Isabella herzlich danken für ihre Ermutigung und für die Durchsicht des Manuskripts.

Die Arbeit wurde mit einem Graduiertenstipendium unterstützt.

Lebenslauf

- 7.4.1948 geboren in Offenburg als Sohn des Willi Bobeth und seiner Ehefrau Maria geb. Kohler
- 1954 - 1959 Besuch der Volksschule in Offenburg
- 1959 - 1967 Besuch des humanistischen Gymnasiums in Offenburg
- 1967 Abitur
- 1967 - 1973 Studium der Biologie und Chemie an der Universität Freiburg
- 1973 erstes Staatsexamen (wissenschaftliche Prüfung) für das Lehramt an Gymnasien in den Fächern Biologie und Chemie
- seit 1973 Arbeit an meiner Dissertation über das Farbensehen der Bienen
- 1975 Eheschließung mit Isabella Grabowski (1976 Geburt unseres Sohnes)
- 1976 - 1977 Referendarausbildung im Oberschulamtsbereich Freiburg
- 1977 zweites Staatsexamen (pädagogische Prüfung) für das Lehramt an Gymnasien.
- seit 1977 Studienassessor an der Merian- Schule in Freiburg (hauswirtschaftliches Gymnasium)

